Progress Notes **Canadian Wildlife Service**

Progress Notes contain timely data and conclusions and are presented as a service to other wildlife biologists and agencies.

Disponible également en français

No. 164, September 1986

Converting PIROP counts of seabirds at sea to absolute densities

A.W. Diamond[1], A.J. Gaston[1], and R.G.B. Brown[2]

Introduction

Seabirds have been counted at sea off eastern and arctic Canada since 1969 under the Programme Intégré de Recherches sur les Oiseaux Pélagiques (PIROP) (Brown *et al.* 1975, Brown 1986). The PIROP data base was designed for records gathered by many different observers, often volunteers, some of whom had limited training. Procedures for recording were therefore kept uncomplicated. All birds observed in a 10-min period were counted, irrespective of their distance from the observer. The counts were neither true belt transects, nor line transects, and thus could not be translated into estimates of density by simple multiplication or other techniques appropriate to line transects. The mapping purposes for which the PIROP system was designed do not require such density estimates, but they needed to be developed for use in a model to calculate energy demand by seabirds off eastern and arctic Canada (Diamond *et al.*, in prep.). The following analysis addresses this issue by comparing PIROP counts with densities estimated from population data. The method we use is not intended as an alternative to methods based on fixed-width transects (e.g. Briggs and Hunt 1981, Burnham *et al.* 1980, Powers 1982, Tasker *et al.* 1984, Wiens *et al.* 1978) which are obviously more appropriate when estimates of absolute density are required; rather, it is designed to address the specific characteristics of the PIROP data base.

Objectives

(i) For selected species: to compare the densities estimated from known population sizes in different areas with the number of birds counted per linear kilometre at sea on PIROP counts.

(ii) For all species observed: to generate a factor for converting PIROP counts to absolute densities based on the findings of (i).

(iii) For comparable species: to generate conversion factors for species that do not breed in eastern or Arctic Canada but do occur commonly at sea using the results of (i) and (ii).

Methods

Study areas

The areas under study are the "southern" areas, which include the Gulf of St. Lawrence, east and south of Newfoundland, and southern Labrador, and the "northern" area, Lancaster Sound. In each of these areas, the seabird colonies are closer to each other than they are to either of the other areas. Also, each area can be considered to be outside the normal feeding range of a bird that breeds in a colony in either of the other areas. Minor exceptions in Lancaster Sound are covered in the relevant species accounts. Figures 1 and 2 show the precise sea areas and the distribution of major seabird colonies within each. The whole of the Gulf of St. Lawrence is included (as far up-river as longitude 70°W); colonies are scattered around the perimeter and on islands within it, and most of the sea area within the Gulf is therefore within the foraging range of at least one colony. No point in the Gulf is more than 100 km from a seabird colony; to ensure that the sea areas covered are as closely comparable as possible, those off the coasts of Newfoundland and Labrador were chosen to be within 100 km of a major colony. The Lancaster Sound survey area is bordered north and south by coastlines 70–100 km apart. The east and west limits were chosen to include the estimated feeding ranges of major seabird colonies within Lancaster Sound, including Coburg Island (at the east end of Jones Sound), with minimal overlap between feeding zones around colonies on eastern Baffin Island and northwest Greenland. Jones Sound colonies other than Coburg Island were not included because there are no PIROP counts from there. Each of the study areas was defined in terms of the appropriate grid unit (1°W by $\frac{1}{2}$°N); any such unit of which a part fell within 100 km of a major colony was included in the analysis. Areas were determined by planimeter from a 1:2 000 000 map.

Time of year

In this study we are tabulating the characteristics of the data collected over all 12 months of the year. For the calculation of the conversion factor we selected data collected in July for the three southern areas as large PIROP samples were available for that month. The activities of both breeders and non-breeders in July are most likely to be centred on the colony thus their distribution is more concentrated within the study areas than in any other month. In Lancaster Sound the counts were made in August, as ice cover inhibited the number of counts in July. The data set that we used from the PIROP data base covered the years 1969–83 inclusive.

Species selected

We selected species that fed regularly at least 10 km from the coast, and for which reliable population data are available, as few counts were made closer inshore. Gulls (Laridae) and cormorants (Phalacrocoracidae) are thus excluded. Black Guillemots *Cepphus grylle* and Arctic Terns *Sterna paradisaea* qualify but were so rarely recorded on PIROP counts that conversion factors could not be calculated. No further details are given for these two species.

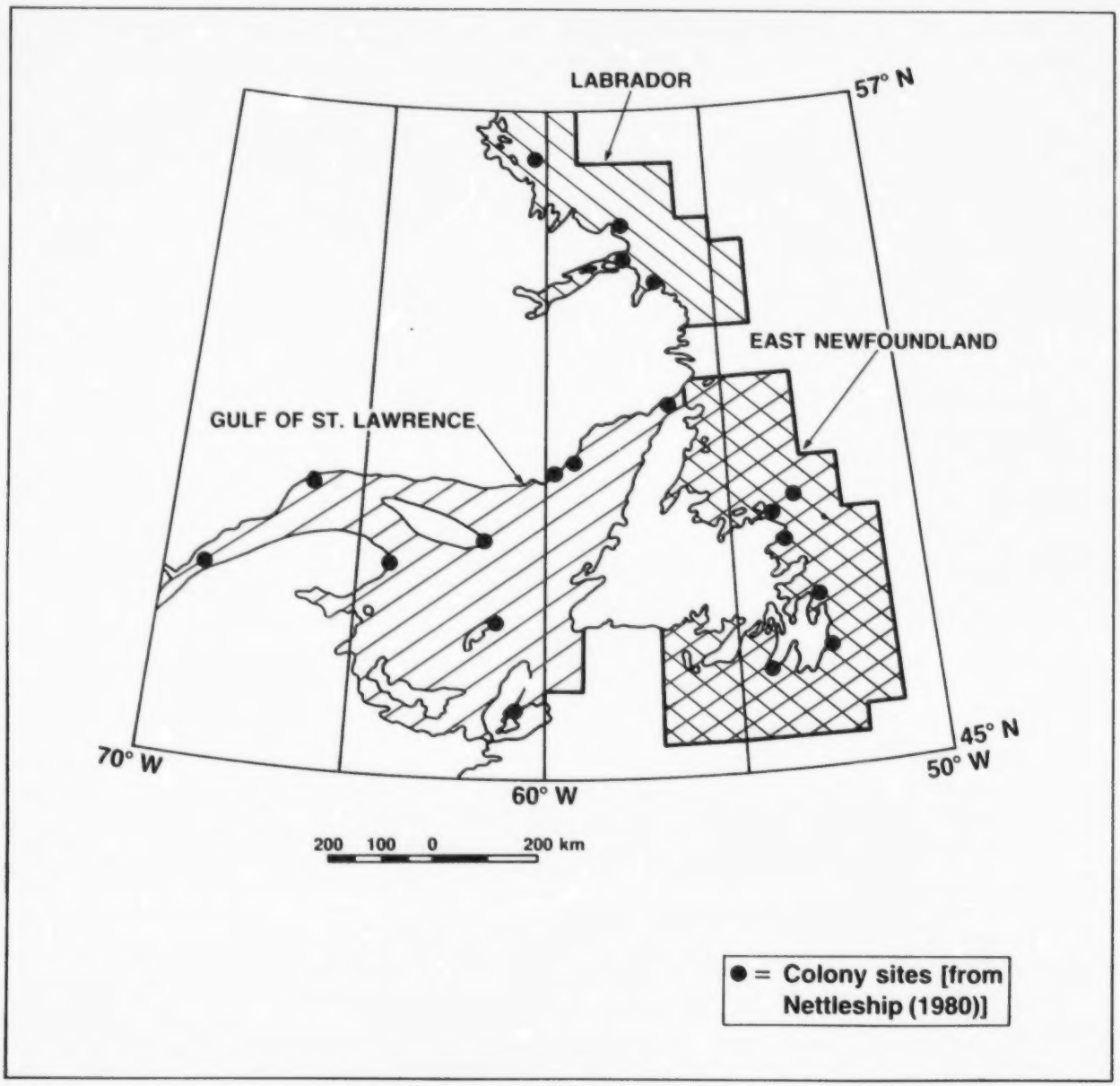
Population sizes

Breeding populations are given by Nettleship (1980) and, for Baccalieu Island, by Montevecchi and Tuck (in press). In addition to breeding birds, substantial numbers of non-breeders attend seabird colonies during the breeding season. Most seabirds come to land rarely or not at all in their 1st year after fledging, and their attendance at the colony then

[1]CWS, Ottawa, Ont. K1A 0E7.
[2]CWS, Bedford Institute of Oceanography, Dartmouth, NS B2Y 4A2.

Environment Canada Environnement Canada
Canadian Wildlife Service Service canadien de la faune

Figure 1
Map of three southern study areas



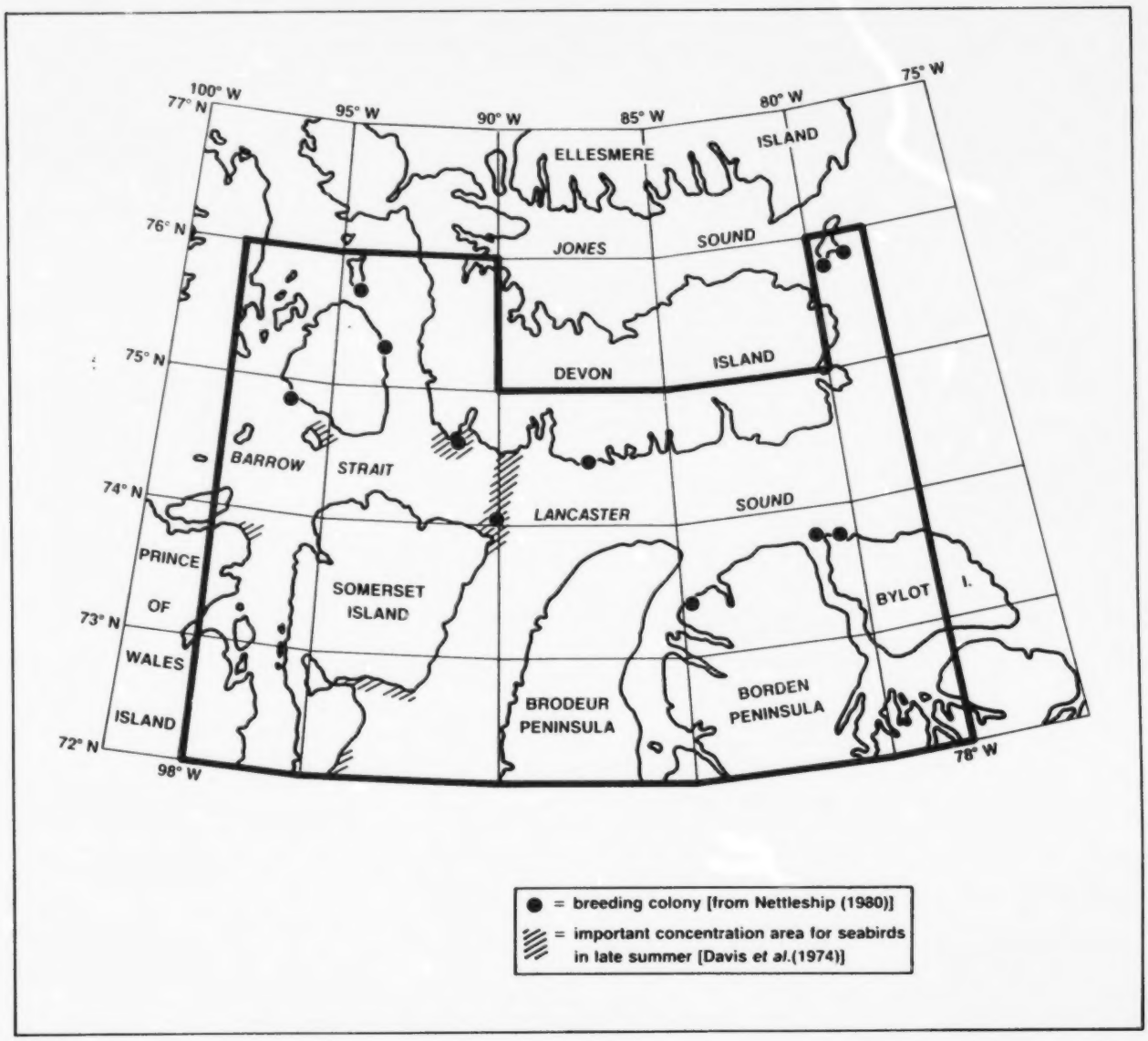
increases until they attain breeding age, often at 5 or more years old. Thus the numbers of pre-breeding birds can actually rival those of breeders. Non-breeders are rarely counted at colonies; their numbers usually have to be estimated from life-table data, adjusted to take into account the increasing tendency, with age, to occur at or close to the colony during the breeding season. To derive the population sizes separate estimates are therefore necessary for:

(a) the number of pre-breeding birds in the "population", defined in relation to age-class cohorts rather than to geographical distribution;

(b) the proportion of each pre-breeding age-class which would be expected to be found within the study areas at the time concerned.

Data for (a) require the construction of a life-table. The relevant data are chiefly those on adult survival, breeding success, age of first breeding, and attendance patterns. These data can be obtained partly from banding returns of birds

Figure 2
Map of Lancaster Sound study area



marked at colonies (either as young or as breeding adults) and partly from studies at the colony itself. Band return data alone may not give reliable estimates of age-specific survival rates (Lakhani and Newton 1983), but there are no alternative methods for estimating survival of pre-breeding age-classes. We used the highest available measure of the annual survival of breeders (since most methods underestimate adult survival to some extent), derived where possible from the return of marked birds to breeding colonies in later years, rather than from recoveries of dead birds. We obtained measures of 1st-year survival from band recoveries (where available), as there are no alternative sources.

In a stable population, adult mortality is equivalent to recruitment, i.e. to the number of birds entering the age-class at which they first breed, and the 1st-year survival applied to the cohort of fledgelings (estimated from measures of clutch size and breeding success) gives the number of birds entering their 2nd year. Survival of intermediate age-classes is assumed to be constant over those age-classes, and to lie between 1st-year and adult survival, and is calculated by simple interpolation (see gannet account). If there are no suitable band recovery data for 1st-year birds, their survival

is taken to be equal to that of older immatures and calculated by interpolation between the numbers fledging and the expected number of recruits.

The expected proportion of pre-breeding birds from each age-class (b) was estimated from both attendance patterns and banding returns. Attendance patterns refer only to birds coming ashore, rather than to all those occurring within the foraging range of the colony. Banding returns for July are used to supplement and interpret observations of attendance at colonies. Both sources of data are biased, usually involve small samples, and in some cases are missing altogether.

The total population within the study area (TPA) can be expressed as follows:

$$TPA = \Sigma(N_i * p_i)$$

where N_i = number in i^{th} cohort
i = b for breeders (so N_b = breeding population BP)
i = f_b for failed breeders
p_i = proportion of cohort present in area (for breeders, $p_b = 1$)

If N_i is expressed in terms of the breeding population, i.e.

$$N_i = BP * x_i$$

where x_i is the size of the i^{th} cohort as a proportion of BP (so that for breeders, $x_b = 1$), then

$$TPA = BP[1 + \Sigma(x_i * p_i)] \quad [1]$$

Failed breeders (in this context, breeders whose eggs do not hatch) are accounted for as follows. The breeding population during the chick stage is approximated by (BP * HS) where HS = hatching success. The approximation is justified because many more pairs lose eggs than lose chicks. Most of the species covered in this study lay only one egg per breeding season; the exceptions are kittiwakes, which lay up to three, and Black Guillemots, which lay one or two. The number of pairs that lose eggs are BP(1 − HS); they are treated as a separate age-class, with the same time-budgets as the oldest non-breeders, and are assumed to remain within the study area throughout the month. This correction for failed breeders is included for completeness, and to allow for the modelling of those years in which breeding success can be much lower than usual. In most species average values of hatching success affect only the second decimal place of the final conversion factor. This is largely because the time-budgets of failed breeders are treated as equivalent to those of the oldest class of non-breeders, which are very similar to those of breeders.

Populations at sea

PIROP counts can be considered to be random samples of the number of birds actually at sea at the time of the count, since each count lasts only 10 min of the 16-h day. Of the "total population in area" defined above, only a proportion will be available for counting at sea during the day. This "countable population" is determined by the size of each cohort multiplied by the proportion of the daylight hours that the average member of each cohort spends at sea. Separate estimates are necessary for breeders, non-breeders, and segments of the non-breeding population which are likely to have different patterns of attendance at the colony.

The total "countable population" thus depends not only on the size of the breeding population but also on the size of the non-breeding population, on the time-budgets of each cohort, and the proportion of each cohort likely to occur in the area. The general relationship between the "countable population" CP, the total population in the area TPA, and the breeding population BP (the form in which census results are usually expressed) can be summarized as follows:

Using the same notation as eq. [1], with the addition of T_i = proportion of day spent at sea by members of the i^{th} cohort, the general equation is

$$CP = BP[T_b + \Sigma(x_i * T_i * p_i)] \quad [2]$$

Making allowance for failed breeders (see above), this becomes:

$$CP = BP * [HS * T_b + (1 - HS) * T_{fb} + \Sigma(x_i * p_i * T_i)] \quad [3]$$

The density figures obtained by using these conversion factors do not necessarily correspond with the total numbers of birds using a particular area, because the "countable population" depends on the time-budgets of the birds involved. The "countable population" has deliberately been devised as an estimate of the number of birds *at sea*; therefore, outside the breeding season, the conversion factors given here can be used as presented. During the breeding season, in sea areas within feeding range of a breeding colony, further conversion based on attendance patterns will be necessary to estimate the total population using a particular geographical area (TPA).

Data on attendance patterns are confined almost exclusively to breeding birds; there are very few of these data for Canadian populations, and none at all for non-breeders. Some extrapolations from European data therefore have to be made for breeders. For non-breeders, a number of assumptions have to be made, sometimes on very little evidence.

In light of the above, eq. [1] can be expanded to:

$$TPA = BP * 1 + \frac{Y * S_1}{2} * \left\{ p_i + \sum_{i=2}^{A-1} (S_{nb}^{\,i-1} * p_i) \right\} \quad [4]$$

where Y = number of fledgelings per pair,
S_1 = survival from fledging to 1 year old,
S_{nb} = survival of older non-breeders,
i = age of cohort (2 = 2nd year, etc.),
A = age at first breeding.

The relationship between CP and TPA is assumed to be identical to that between the density of birds actually at sea (D) and the density of birds using the same area during the day (i.e. birds currently on the colony are assumed to distribute themselves at sea in the same way as those observed).

Table 1a
Categories of the ship's activity recorded during watch (% in each category)

	Jan.		Feb.	March	Apr.	May		June		July		Aug.		Sept.		Oct.		Nov.	
Zone	1	2	1	1	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Activity (PIROP Code)																			
No data (0)	19	0	16	18	1	20	0	23	0	18	0	7	30	7	30	14	44	3	0
Non-fishing (1)	73	100	80	74	99	72	100	72	100	71	100	85	61	85	61	78	56	69	100
Major fishing (2)	4	0	3	1	0	6	0	2	0	4	0	3	6	3	6	6	0	7	0
Between fish stations (3)	3	0	2	6	0	1	0	2	0	7	0	5	2	5	2	2	0	21	0
Anchored (7, 8)	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Other (9)	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Hence, $D' = D * C_b$, where D' is the total number of birds using a unit area during 1 day and $C_b = TPA/CP$. Substituting in eq. [4];

$$C_b = \frac{1 + \left\{\frac{Y * S_1}{2} * \left[P + \sum_{i=2}^{A-1} (S_{ab}^{i-1} * P_i)\right]\right\}}{(HS * T_b) + [(1 - HS) * T_{nb}] + \left\{\frac{Y * S_1}{2} * \left[T_1 P_1 + \sum_{i=2}^{A-1} (S_{ab}^{i-1} * P_i * T_i)\right]\right\}} \quad [5]$$

Breeding birds at different stages of their breeding cycle spend different proportions of their time at sea, hence the term $(HS * T_b)$ can be replaced with the expansion:

$$\Sigma(P_{bj} * T_{bj})$$

where P_{bj} represents the proportion of breeders in the j^{th} stage of the breeding cycle (incubation, brooding chicks, etc.) and $\Sigma P_{bj} = HS$, and T_{bj} represents the proportion of time spent at sea by breeders in the j^{th} stage.

Data on the presence or absence of pre-breeding cohorts from the colony area are normally derived from two sources: (a) banding recoveries, and (b) numbers of known-age birds seen at the colony. Banding data are usually summarized by breeding season, combining recoveries in several months. Hence, a statement that "50% of 2nd-year birds are within 100 km of the colony during the breeding season" means that, over several months, an average of 50% of recoveries were within that distance. During the period when attendance by pre-breeders is highest, we can anticipate that the proportion will be much higher. Conversely, sightings of pre-breeding cohorts at the colony usually concentrate on the period of maximum attendance, and a statement that "80% of 3rd-year birds visit the colony during the breeding season" probably translates into a much lower average attendance of 3rd-years in any given month. These biases need to be considered in evaluating the resulting conversion factors.

Estimated population densities

These are calculated by dividing the countable population by the area of sea in each study area: Gulf of St. Lawrence, 225 296 km^2; Newfoundland, 184 470 km^2; Labrador, 105 656 km^2; Lancaster Sound, 66 781 km^2.

PIROP counts

The PIROP data base is remarkable for its size, the length of time over which it has been accumulated, and the size of geographic area that it covers. Inevitably, it reflects the variation of environmental factors and differences between observers, in addition to stochastic variation and the real differences in bird density that it was designed to measure. Before we use the PIROP data to determine the relative abundance of seabirds, we shall examine several factors that are likely to influence the numbers of birds recorded in the standard 10-min watches. We can then assess the categories that should be excluded from the data set to be used in calculating conversion factors, and which subsequently generate estimates for the seabird-energy model (Diamond *et al.*, in prep.). Some of the variables included in each record are tabulated, by month or species as appropriate, in Table 1, and are discussed below. We tabulate data for all months (except December, for which samples are very small), not just July and August, because we used the same criteria to sort records for use in the year-round energy model (Diamond *et al.*, in prep.) as for developing the conversion factors described here.

Each record refers to a species seen during a 10-min watch. It includes details of numbers of birds seen, position, time of day, behaviour of the birds, state of the sea, wind speed, visibility, etc. (31 variables in all, defined in detail by Brown *et al.* 1975). The records were sorted to include zero scores—where a particular species was not recorded on a watch—when calculating the mean number of birds seen per linear kilometre of sea covered.

Records were first sorted by reliability of watch (PIROP code 0 = "reliable", applied to over 90% of all watches in all months except November in Zone 2 (79%)), then by ship's activity (0 = no data, 1 = not fishing, true for over 90% of all watches (Table 1a)), and reliability of identification (0 or 2 = this or the next most similar form). Watch-types included were 00 (daytime watch, all species seen) together with seven other types of daytime watches in which different groups of species had been selected (Table 1b). The records were also sorted into geographic zones, south (45–60°N) and north (north of 60°N). Ice cover restricted observations in the northern zone to the period July–November.

1. *Frequency*

The frequency distribution of numbers of birds recorded per 10-min watch is shown in Table 1c. The distribution is

Table 1b
Distribution of watch-types by month and zone (zone 1 = south of 60°N, zone 2 = north of 60°N)

Month	Zone	Watch-type (species, PIROP code)						
		All spp. (00)	Only fulmars and shearwaters (20 + 22)	Only gulls (45)	Only alcids (48)	Not shearwaters or fulmars (72)	Not gulls (95)	Not auks (98)
January	1	2 841	8	2	3	0	12	0
	2	3	0	0	0	0	0	0
February	1	4 770	0	0	228	0	14	4
March	1	3 141	0	0	253	0	0	0
April	1	3 325	0	0	210	0	0	0
May	1	6 662	8	10	95	302	0	0
	2	46	0	0	0	0	0	0
June	1	7 528	0	0	21	107	0	0
	2	112	0	0	0	0	0	0
July	1	11 163	3	34	3	32	17	0
	2	2 715	0	0	208	5	0	0
August	1	15 155	24	2	92	10	0	0
	2	10 311	2	2	812	34	4	0
September	1	4 824	2	0	42	0	0	0
	2	6 507	0	6	170	0	0	116
October	1	6 933	0	0	359	1	13	193
	2	1 681	0	0	18	0	0	0
November	1	5 833	0	9	525	0	32	52
	2	27	0	0	0	0	0	0

Table 1c
Proportion of birds·watch^{-1} for which the given number of each species was recorded (%)

	1	2	3–4	5–8	9–16	17–32	33–64	65–128	129–256	257–512	513–1024	1025–2040	*N*
Fulmar	32	15	17	16	11	5	2	1					3 586
Greater Shearwater	19	11	15	18	15	12	5	2	1	1			2 944
Sooty Shearwater	40	18	17	10	7	3	2	1	1				1 299
Manx Shearwater	84	10	5	1									101
Storm Petrel	36	16	16	14	11	5	2						2 032
Northern Gannet	70	15	7	6	2	1							586
Phalarope	20	11	15	18	13	9	8	3	1	1			159
Jaeger spp.	74	15	7	2	1								603
Great Black-backed Gull	56	17	9	8	5	3	1						1 186
Herring Gull	46	16	14	10	7	4	2	1					1 376
Kittiwake	47	17	16	9	6	3	2						1 538
Tern spp.	59	22	9	5	3	1	1						238
Thick-billed Murre	34	14	14	13	10	7	4	2					889
Dovekie	13	10	12	14	13	10	8	7	5	4	3	1	494
Black Guillemot	59	20	11	7	2								211
Atlantic Puffin	42	19	17	12	6	3	1						485
TOTAL													19 534

Table 1d
Categories of visibility recorded during watch (% in each category)
(zone 1 = south of 60°N, zone 2 = north of 60°N)

	Jan.		Feb.	March	Apr.	May		June		July		Aug.		Sept.		Oct.		Nov.	
Zone	1	2	1	1	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Visibility (PIROP Code)																			
Good (0, 1)	89	100	87	88	88	85	61	85	88	84	81	85	86	83	79	91	78	94	83
$\frac{1}{4}$–1 mile (2) (400–1600 m)	8	0	5	9	8	3	30	7	3	2	1	3	4	5	8	2	4	2	0
100 yd–$\frac{1}{4}$ mile (3) (91–400 m)	1	0	1	1	1	3	10	1	8	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0
≤100 yd (≤91 m) (4)	0	0	0	0	0	3	0	1	0	2	5	2	0	3	0	0	0	0	17
Glare (5)	2	0	6	2	3	1	0	4	0	2	8	8	7	7	10	5	8	3	0
Poor + glare (6)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	5	0	0	0	0	0	0	0	0
Poor (7)	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	9	1	0

Table 1e
Categories of sea state recorded during watch (% in each category)

	Jan.		Feb.	March	Apr.	May		June		July		Aug.		Sept.		Oct.		Nov.	
Zone	1	2	1	1	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Sea state (PIROP Code)																			
No data (0)	7	0	10	2	7	21	13	3	8	13	33	5	21	4	13	2	7	0	3
Calm (1)	0	0	12	13	30	35	75	34	85	20	32	18	38	15	20	10	28	2	66
Light (2)	57	100	46	44	44	34	11	55	7	54	25	61	34	55	59	51	48	58	31
Medium (3)	20	0	21	27	12	7	0	7	0	5	10	11	4	13	5	30	10	28	0
Heavy (4)	7	0	5	11	6	1	0	0	0	0	0	1	2	6	0	3	1	8	0
Rough (5)	0	0	1	2	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Other (6, 7)	9	0	5	0	1	0	0	1	0	8	0	3	1	7	2	4	6	2	0

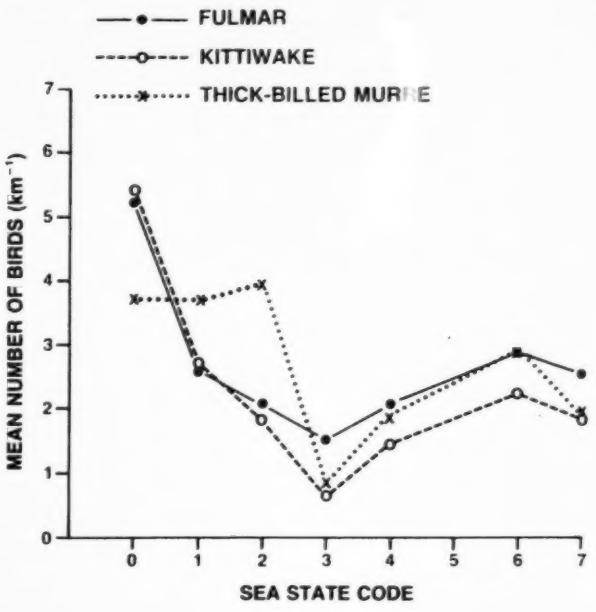
positively skewed for most species, but the degree of skew varies considerably between species, especially in relation to flocking behaviour (compare, for example, the relatively even distributions of Great Shearwater, phalaropes, and Dovekie, all species that move in flocks, with the highly skewed distributions of the more solitary Northern Gannet, jaegers, and Black Guillemot). The distributions are not normal, nor are they consistent between species. It would thus be inappropriate to apply a uniform transformation to the raw numbers before calculating means.

2. *Visibility*
Most records were coded as "good visibility" (Table 1d), but in some months the next category (0.25–1 mile) (400–1600 m) contributed a significant number of records. Because most birds viewed are likely to have been well within 0.25 miles (402 m) of the ship, records in this category (PIROP visibility code 2) have been included in the calculations of the daily estimates.

3. *Sea state*
The "roughness" of the sea is recorded on a scale from 1 to 7. Codes 6 and 7 do not refer to the roughest seas, as might be expected, but to heavy swells with light waves or none at all, in which birds are probably more visible than in sea states lower in the scale. Most records were made during calm or light sea conditions (Table 1e). We assume (supported by Fig. 3) that records with "no data" in this category were chiefly also in calm or light seas because sea state is more likely to be recorded if it is rough (see *Weather*, below). To illustrate the effect of sea state on bird numbers recorded, we sorted data from the northern zone in August for murres, fulmar, and kittiwake. All showed a declining trend in numbers until sea state 3 after which they rose again. Ideally, records from sea states 2–4 should be excluded as they seem to be the most affected by sea state, but Table 1e shows that sea state 2 is the most commonly recorded in most months, and this policy would reduce sample sizes to unusably low levels. We have therefore included all sea states except "heavy" and "rough" (codes 4 and 5, respectively), and accepted the high variance due to sea state as a property of the data for which we cannot adequately correct.

4. *Weather*
Weather conditions were usually not recorded at all (78% of all watches) (Table 1f). The most common categories of recorded weather were "fog" and "high wind", which probably reflects observers' tendencies to record weather only if it was bad. However, the features of the weather during a watch that are likely to directly affect the numbers of birds

Figure 3
Influence of sea state on numbers of three species in August, northern zone

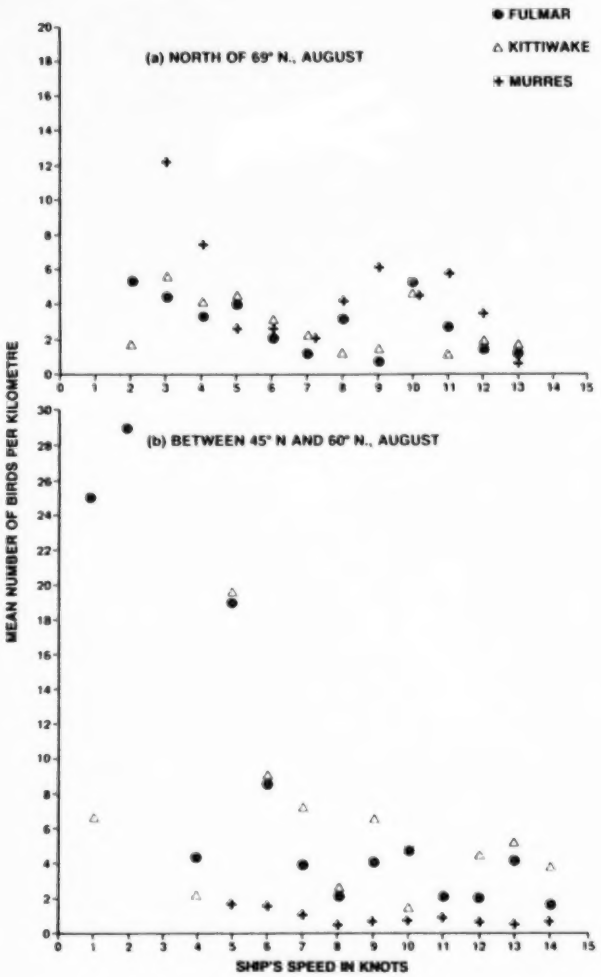


seen are visibility and the state of the sea. We have therefore selected records according to those two criteria rather than by weather.

5. *Floating ice*
This is recorded under "floating matter" on the PIROP record card. In the most suitable data set (July, northern zone), 61% of fulmar records and 60% of Thick-billed Murres were in the category "not recorded", and there was no clear trend in the remaining records. No further analysis was therefore warranted, nor could sorting data by ice category by justified. This is unfortunate because the proximity of ice is well known to affect seabird distributions and more assiduous recording might have shed new light on this relationship.

6. *Ship's speed*
The distribution of ship's speed among watches is shown in Table 1g. Brown *et al.* (1975) showed densities in terms of numbers seen per 10-min watch, but Brown (1986) divides the numbers seen by the ship's speed to give numbers per linear kilometre. Both methods involve a negative correlation between bird numbers and ship's speed, caused by birds that fly into the transect during the watch. This effect is greatest when the difference between the speed of the bird and that of the ship is greatest, i.e. at the slowest ship's speeds (see also Gaston *et al.* 1985). Examples of this trend in records of fulmar and kittiwake for July and August are shown in Figure 4. We ran 26 paired comparisons between the mean number of birds/km at speeds below 10 knots and at 10 knots or higher (Table 2). More birds were seen at the lower speeds in 24 cases, and the SE of the mean was also greater at the lower

Figure 4
Influence of ship's speed on numbers of three species



speeds in 22 cases. The trend of declining numbers with rising ship speed was steepest at speeds below 10 knots. However, only 47% of all watches overall—and even fewer in some months—were made at speeds of 10 knots or greater, so it would not be practicable to exclude all watches made at speeds below 10 knots. Inspection of Figure 4 suggests that the greatest effect of ship speed is below 5 knots, and Table 1g shows that 77% of all watches were made at speeds of 5 knots or more. We have therefore taken 5 knots as the speed below which records are excluded.

7. *Following ship*
Birds following or otherwise obviously associated with the ship are recorded in the "behaviour" codes 50–55 and 61 (Table 3). Fulmars, and to a lesser extent kittiwakes, are most affected, apparently more in the south than the north, no doubt because fishing activity is greater in the south. Records falling in these categories have been excluded from analysis

Table 1f
Categories of weather recorded during watch (% in each category)

	Jan.		Feb.	March	Apr.	May		June		July		Aug.		Sept.		Oct.		Nov.	
Zone	1	2	1	1	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Conditions (PIROP Code)																			
No data (0)	71	100	77	58	70	80	49	79	88	81	78	80	77	87	79	79	66	78	83
Drizzle (1)	1	0	1	0	2	3	0	4	0	2	3	3	2	1	2	1	0	1	0
Rain (2, 3)	9	0	1	3	2	2	0	1	0	2	1	2	1	0	1	2	2	3	0
High wind (4)	6	0	14	20	12	3	11	6	0	2	5	5	3	8	2	10	4	13	7
Very calm (5)	0	0	0	0	1	1	0	1	0	2	8	3	6	0	2	1	0	1	0
Fog (6)	0	0	1	2	6	9	39	8	12	10	5	7	6	2	4	2	17	2	0
Snow (7)	7	0	6	17	7	2	0	0	0	0	0	0	6	1	10	4	10	3	10
Hail (8)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Table 1g
Number of watches recorded at each ship's speed (zone 1 = south of 60°N, zone 2 = north of 60°N)

	Jan.	Feb.	March	Apr.	May		June		July		Aug.		Sept.		Oct.		Nov.	
Zone	1	1	1	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Speed (knots)																		
0	15	11	18	23	14	0	14	26	6	1	9	5	11	17	11	6	11	10
1	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0
2	0	1	7	5	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	1	0
3	0	1	2	4	7	31	1	13	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0
4	6	2	3	6	7	57	3	0	3	1	2	3	0	1	4	2	2	0
5	1	9	6	4	4	0	3	31	1	1	4	5	9	2	3	0	3	28
6	6	6	4	2	1	0	2	0	3	7	11	19	1	19	3	24	5	62
7	3	1	7	2	2	0	0	0	2	5	2	2	2	2	6	8	6	0
8	5	8	4	2	8	0	8	0	13	3	6	2	3	2	14	2	15	0
9	23	9	10	5	4	0	11	0	11	1	7	2	10	1	7	4	11	0
10	6	5	20	26	32	11	19	30	20	52	17	27	28	18	14	16	20	0
11	17	7	4	8	6	0	3	0	8	7	10	9	17	6	4	1	4	0
12	5	10	5	4	3	0	5	0	9	7	6	7	1	6	5	23	8	0
13	6	15	7	4	4	0	28	0	15	10	16	16	7	19	18	11	5	0
14	1	4	1	2	5	0	2	0	3	6	5	0	6	5	2	2	4	0
15	0	8	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	1	0	0
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
17	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	3	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	3	0	0	0

in spite of the large proportion of records involved, especially in September, as they clearly represent a strong bias between species and geographical areas.

8. *Number of observers*
At least 86% of watches were made by one observer, so we have made no correction for the number of observers.

9. *Height of observer's eye above sea level*
This variable has a considerable effect on the observer's field of view and consequently on the number of birds the observer can see. There are five PIROP categories of this variable, of which we selected those corresponding to heights of at least 15 feet (4.6 m); these account for nearly 99% of all records in the months July–September. Samples at lower heights are too small to examine the effect of this variable in detail. It is also likely to be correlated with ship's speed since that depends on the ship's length which, in turn, will affect the height of the observation platform.

Sensitivity test of conversion factor C_b
The effect of input variables on the size of the conversion factor C_b was tested by altering each in turn and comparing their effects on the output value. Confidence limits are not available for most input parameters so we examined the most extreme case that appeared possible—for most variables, 50%. Tests were conducted for two examples, one large species that flies frequently (gannet), and one small species

Table 2
Mean numbers of birds·km^{-1} in relation to ship speed in selected months

	June		July				August				September				November	
	South		South		North		South		North		South		North		South	
	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F	S	F
Fulmar																
mean	2.6	0.9	16.3	1.6	3.9	1.4	12.1	3.1	3.1	2.8	8.7	1.4	2.1	0.9	2.8	2.1
SE	0.5	0.1	12.1	0.2	0.9	0.4	3.8	0.7	0.9	0.4	4.2	0.2	0.5	0.4	0.8	0.9
%F		51		82		91		65		64		61		61		50
Greater Shearwater																
mean			4.4	2.2			14.8	3.5								
SE			1.3	0.5			3.5	1.2								
%F				82				64								
Sooty Shearwater																
mean			3.4	1.1			2.6	2.2								
SE			1.1	0.3			0.7	0.6								
%F				87				75								
Kittiwake																
mean	3.7	1.8	5.1	2.4			7.8	7.1	2.9	2.4	2.9	1.5	1.8	0.9	3.1	1.2
SE	0.4	0.5	2.8	1.3			2.6	2.2	0.8	0.7	1.1	0.2	0.3	0.2	0.9	0.4
%F		54		65				67		59		72		57		49
Common Murre																
mean			1.6	0.4			0.4	0.8								
SE			0.6	0.1			—	0.3								
%F				56				84								
Thick-billed Murre																
mean									5.4	3.3			1.2	1.5		
SE									2.8	1.2			0.2	0.1		
%F										63				72		

South = south of 60°N; SE = standard error of mean; S = ship's speed less than 10 knots; F = speed 10 knots or greater; %F = % records from speed F.

that spends most of its time on the water (puffin). Results are given in Table 4.

Changes in the values of population-dynamics variables had little effect on the value of C_b, nor did changes in the proportions of pre-breeders in the colony area. The proportion of breeders at different stages of the breeding cycle had an important effect in both species. This effect was greater in the case of the puffin, where post-brooding birds spend most of their time at sea, than for the gannet where post-brooders continue to attend their chick until fledging. The proportion of time the birds spent on the colony had a big effect in incubating and brooding birds, whose time spent at sea can be fairly accurately measured.

It appears that C_b provides a fairly robust conversion factor as long as the timing of breeding of the species concerned is known with reasonable accuracy. However, if the timing of breeding, or the duration of different breeding states, is so poorly known that the proportion of breeders at a given stage of their cycle in any month is not known within ±50%, the value of C_b is subject to considerable inaccuracy. In the case of our model, we have every reason to believe that data on timing of breeding are adequate.

Results

Species accounts — Southern areas

The full details of assumptions, interpolations, and calculations are given in the Northern Gannet species account; the same methods are used for the other species unless otherwise stated.

(i) Northern Gannet *Sula bassanus*

(a) *Breeding population*: Gulf, 45 550 birds; Newfoundland, 19 960.

(b) *Life-table*: A cohort of 1000 breeding pairs produces an average of 720 fledgelings per year; this breeding success of 72%, reported from Newfoundland by Montevecchi *et al.*

Table 3
Percentage of birds following or circling the ship in selected months

	June	July	August		September		November
	South	South	South	North	South	North	South
Northern Fulmar	36	16	18	4	55	10	43
Kittiwake	11	14	13	13	59	15	38
Common Murre	1	3	0		0		0
Thick-billed Murre				0.2		0	

Table 4
Sensitivity tests for the conversion factor C_b, relating numbers observed at sea during the breeding season to total numbers using the same area

	Selected value, June		Change in value	% Change in output (C_b)	
Input parameter	N. Gannet	Puffin		N. Gannet	Puffin
Adult survival	0.94	0.955	−50%	+52.0	+ 0.5
1st year survival	0.58	0.35	−50%	− 6.7	− 0.7
Chicks fledged/pair	0.72	0.42	−25%	− 0.3	− 0.4
Age at first breeding	5	5			
Proportion at breeding stage:					
Pre-laying	0.01	0.01	Increase each value to 1.0	−25.3	−25.2
Incubating/breeding	0.66	0.71		+ 5.4	+13.6
Post-brooding	0.23	0.06		−10.0	−64.0
Failed	0.10	0.22		−10.0	−25.2
Proportion present in colony area:					
First year	0.77	0.25	−50%	+ 6.3	+ 1.1
Second year	0.90	0.75	−50%	0.1	0.1
Other pre-breeders	1.00	1.00	−50%	0.1	0.1
Proportion of time at sea:					
Pre-layers	0.60	0.75	−50%	~ 0	~ 0
Incubating/brooding	0.40	0.50	−50%	+20.3	+27.6
Post-brooding	0.50	1.00	−50%	+ 8.8	+ 4.7
Failed	0.50	0.75	−50%	+ 3.8	+12.8
First year	1.00	1.00	−50%	+ 6.2	+ 1.4
Second year	0.75	0.90	−50%	0.1	0.1
Other pre-breeders	0.75	0.80	−50%	0.1	0.1
"True" value of C_b	1.896	1.660			

(1984), is similar to figures from the eastern Atlantic (Nelson 1978), though lower than that of the 81% reported from Newfoundland by Montevecchi and Porter (1980). Data from Bonaventure Island, Quebec, showed much lower breeding success (38%, Poulin 1969), due probably to a combination of toxic chemical pollution and human disturbance (Montevecchi and Tuck, in press; Montevecchi *et al.* 1984).

Adult mortality averages $6\% \cdot yr^{-1}$ (Nelson 1978). Assuming a stable population, adult mortality is balanced by recruitment which, to simplify calculation, is taken to occur in one age-class only, that in which first breeding usually occurs (i.e. the modal age of first breeding or AFB). Nelson (1978, Table 18) gives this as 5, so 6% of 2000 birds = 120 birds are required in year-class 5. No figures are available for survival of the age-classes between 2 and 5, and those for 1st-year mortality are conflicting; Nelson (1978) assumes 65% in his Table 18 but quotes banding returns indicating about 54% in Table 25. Moisan and Scherrer (1973) give banding returns of birds from the Gulf of St. Lawrence that suggest a 1st-year mortality of 42%, which is the figure used here. When we apply this to the 720 fledgelings the result is 418 1st-year birds. Numbers of 2-, 3-, and 4-year-olds are derived by interpolation between this figure and the number of 5-year-old recruits calculated, assuming a constant mortality rate, by the formula

$$S = (F_b/N_1)^{1/x}$$

where S = annual survival rate between 1st-year and age of first-breeding, F_b is the number of birds at age of first breeding (b years), N_1 is the number of 1st-years, and $x = (b - 1)$.

Table 5
Northern Gannet life-table, based on cohort of 1000 breeding pairs

Age-class	% Survival (for fledgelings, = breeding success)	Number in population	% Breeding population
Adult	94	2000	100
Fledgelings	72	720	36.0
1st Year	58	418	20.9
2nd Year	73	306	15.3
3rd Year	73	224	11.2
4th Year	73	164	8.2
5th Year = recruitment	73	120	6.0

This gives an annual survival rate over years 2−5 of 73%, and a total pre-breeding population of 1112 birds or 56% of the breeding population, apportioned to the various age-classes as in Table 5. This method of estimating pre-breeding mortality is preferred to the direct use of banding returns because such returns are known to be biased in a number of ways, particularly by the propensity of younger birds to die, directly or indirectly, at the hand of man. Thus banding recoveries are only used to estimate mortality where no other method is possible, especially for 1st-year mortality.

(c) *Proportion in study area*: Banding returns (Moisan and Scherrer 1973) show that in July about 77% of the bands from yearlings, about 80% of the bands from 2-year-olds, and 100% of adult bands are recovered within 100 km of the colony. Assuming a similar pattern for 3- and 4-year-olds to that of 2-year-olds, the total proportion of birds within the study area in July is estimated by:

for 1st years, $x_1 * p_1 = 0.21 \times 0.77 = 0.161$

for 2nd to 4th years $\sum_{i=2}^{4} (x_i * p_i) = 0.347 \times 0.80 = 0.278$

$$\sum_{i \neq b} (x_i * p_i) = 0.439$$

or 44% of the breeding population present as pre-breeders in the study area.

(d) *Time spent at sea*: Attendance-shifts average about 7.5 h in July (Montevecchi and Porter 1980) which, in a 16-h day, suggests that each adult spends about half its time at sea. There are no quantitative data on attendance patterns of immatures, but Nelson (1978) suggests that 1st-years never come ashore and older young spend progressively more time ashore at the colony between the 2nd and 5th years. We assume that 1st-years spend all their time at sea, and other immatures average 75% at sea. So, $T_1 = 1.0$, $T_{2-4} = 0.75$, $T_b = 0.5$.

The countable population can, therefore, be finally estimated, using a hatching success of 80% (Montevecchi *et al.* 1984 (*cf.* 85% of Montevecchi and Porter 1980)), as follows:

Table 6
Black-legged Kittiwake life-table, based on cohort of 1000 breeding pairs

Age-class	% Survival (for fledgelings, = breeding success)	Number in population	% Breeding population
Adult	83.5	2000	100
Fledgelings	58	1073	53.7
1st Year	79	848	42.4
2nd Year	79	670	33.5
3rd Year	79	529	26.5
4th Year	79	418	20.0
(5th Year = recruitment	79	330	16.5

$$CP = BP\ (HS * T + \Sigma(x_i * T_i * p_i))$$

$$CP = BP\ [\underbrace{(0.80 * 0.5)}_{\text{breeders}} + \underbrace{0.162}_{\text{1st year}} + \underbrace{(0.278 * 0.75)}_{\text{2nd−4th yr}} + \underbrace{(0.20 * 0.75)}_{\text{failed breeders}}] = 0.92\ BP$$

(ii) Black-legged Kittiwake *Rissa tridactyla*

(a) *Breeding population*: Gulf, 82 580 birds; Newfoundland, 123 260; Labrador, 100.

(b) *Life-table*: Newfoundland birds have an average clutch size of 1.85 and breeding success (chicks fledged per egg laid) of 58% (Maunder and Threlfall 1972). The breeding success of 80% recorded by Nettleship *et al.* (1982) is probably atypical, coming from a very small and rapidly increasing colony. First-year survival is 79% in European birds (Coulson and White 1959); adult mortality, averaging the two sexes, which have slightly different rates, is 16.5% (Wooller and Coulson 1977), and mean age of first breeding, again pooling the sexes, averages 5 years (Wooller and Coulson 1977, Salomonsen 1967). Assuming a constant survival rate between the end of year 1 and the start of year 5, and working from the calculated proportion of 1st-years, the mean immature survival works out to 79%, i.e. equal to 1st-year survival. The proportion of the breeding population of each age-class (1−4), can be calculated as 42, 34, 27, and 20%, respectively (Table 6).

(c) *Proportion in study area*: Banding returns from large numbers of kittiwakes marked in northwest Greenland (Salomonsen 1967) show that, in July, virtually no 1st-year birds would be found within 100 km of their colony, but almost all birds of older age-classes would be. We assume that the entire population of kittiwakes, with the exception of 1st-year birds, are within 100 km of the colony in July. The number of non-breeders present can therefore be taken directly from the life-table as the number of all 2-, 3-, and 4-year-old birds, i.e. 81% BP.

(d) *Time spent at sea*: Adults feeding chicks have been documented as spending about 82% of their daylight hours at sea

Table 7
Common Murre life-table, based on cohort of 1000 breeding pairs

Age-class	% Survival (for fledgelings, = breeding success)	Number in population	% Breeding population
Adult	94	2000	100
Fledgelings	76	760	38.0
1st Year	40	304	15.2
2nd Year	79	240	12.0
3rd Year	79	190	9.5
4th Year	79	150	7.5
(5th Year = recruitment	79	120	6.0

in the Pribilofs (Hunt *et al.* 1982), and 56% of their day at sea in the North Sea (Hodges 1974, per J. Porter, pers. commun.). The Pribilofs data are from a very large colony, the North Sea data from a small one, so the mean of the two values (69%) is used here. Four-year-old birds are assumed to spend the same proportion of the day at sea as adults, and for 2- and 3-year-olds we used 90%.

The countable population, using a hatching success of 73% (Maunder and Threlfall 1972) is thus:

$$CP = BP\,[\underbrace{(0.69 * 0.73)}_{\text{breeders}} + \underbrace{(0.21 * 0.69)}_{\substack{4\text{th}\\ \text{year}}} + \underbrace{(0.60 * 0.90)}_{\substack{2\text{nd}-3\text{rd}\\ \text{year}}} + \underbrace{(0.27 * 0.69)}_{\substack{\text{failed}\\ \text{breeders}}}]$$

$$= 1.38\,BP$$

(iii) Common Murre *Uria aalge*

(a) *Breeding population*: Gulf, 46 240 birds; Newfoundland, 977 160; Labrador, 112 300.

(b) *Life-table*: Breeding success from the clutch of one averaged 76% in Newfoundland (McLagan and Piatt 1982, Birkhead and Nettleship 1982). First-year survival is 38% from both Helgoland (Mead 1974) and Canadian banding recoveries (A.J. Gaston and D. Noble, unpubl.); this is likely to be too low, but by how much is unclear. We adopted a conservative value of 40% in this study, chiefly to smooth out the otherwise very sharp jump required between 1st-year and adult survival. Average age of first breeding is 5 years (Birkhead and Hudson 1977). Estimates of adult survival range from 87% in Helgoland (Mead 1974) and 88% in eastern Canada (Gaston and Noble, unpubl.) from straight banding recoveries, to 91.5% from resightings on Skomer Island (Birkhead and Hudson 1977), 93.5% from British banding recoveries, selected to minimize the various biases inherent in band recovery data (Mead 1974), and 94% from changes in composition of pairs including a bridled bird in Labrador (T.R. Birkhead, pers. commun.). Since most sources underestimate adult survival, the highest of them (94%) is used here. Interpolating, as before, between 1st-year and adult survival, we obtain an estimate of 79% mean annual survival of immatures from 1 to 4 years old. This agrees well with the 77% survival of 2- and 3-year-olds from returns of birds banded on Helgoland (Mead 1974). The life-table (Table 7) gives a slightly lower estimate of survival to age of first breeding (16%) than that of 20% suggested by Birkhead and Hudson (1977).

(c) *Proportion in study area*: Recoveries of known-age banded birds in July suggest that about 60% of immatures would be within 100 km of the colony (Mead 1974).

(d) *Time spent at sea*: Birkhead (1978) found that pairs with eggs were together at the site, on average, 30% of the daytime, and pairs with chicks (estimated from Birkhead 1978, Fig. 6), about 20%. Each adult was therefore, on average, at sea 70/2 = 35% of the time in the incubation period, 40% while raising the chick. Three- and 4-year-olds are assumed here also to spend 35% of their time at sea in July, and 1-year-olds 100%, as they are not seen on land. Birkhead (1978) saw only 20% of the 2-year-olds that the life-table suggests should be present in the population, in the "club" of non-breeders on Skomer Island; here, 80% is used as an estimate of the average time spent at sea by 2-year-olds.

The above figures, together with a hatching success of 89% (Birkhead and Nettleship 1982), yield the following estimate of the countable population:

$$CP = BP\,[\underbrace{(0.89 * 0.38)}_{\text{breeders}} + \underbrace{(0.60)}_{\substack{1\text{st}\\ \text{year}}} + \underbrace{(0.60 * 0.12 * 0.80)}_{\text{2nd year}} + \underbrace{(0.17 * 0.60 * 0.35)}_{\substack{3\text{rd}-4\text{th}\\ \text{year}}} + \underbrace{(0.11 * 0.35)}_{\substack{\text{failed}\\ \text{breeders}}}] = 0.56\,BP$$

(iv) Thick-billed Murre *Uria lomvia*

(a) *Breeding population*: Gulf, 1400 birds; Newfoundland, 3700; Labrador 18 740.

(b) *Life-table*, (c) *proportion in study area*: There are no local data, thus we assume these data to approximate those of the Common Murre. The West Greenland breeding population probably behaves similarly to southern Canadian birds, since both areas are "Low Arctic"; Kampp (1982) estimated adult survival there as 90% (known to be an underestimate) and survival to first breeding (5 years) as 18% (page 49 in Kampp, 1982) or ca. 20% (abstract in Kampp, 1982). These figures are comparable with the values used here for Common Murres of 94% and 16%, respectively.

(d) *Time spent at sea*: Gaston (1985) gave figures for the time spent at sea by breeders and non-breeders at Digges Island and Prince Leopold Island. We used the former figures here since Digges is the closer colony to those considered in this report. In July, there are about 4 h of darkness at Digges, 2 of which are spent on the colony by each breeder. Thus, of available daylight, each breeder spends 10 h on the colony each day and 10 h at sea. Non-breeders spend on average 6.3 h on the colony in July, all of it by day, thus spend 68% of the daylight hours at sea. First-year birds are assumed to spend all of the time at sea.

Table 8
Razorbill life-table, based on cohort of 1000 breeding pairs

Age-class	% Survival (for fledgelings, = breeding success)	Number in population	% Breeding population
Adult	92	2000	100
Fledgelings	67	670	33.5
1st Year	49	328	16.4
2nd Year	83.5	274	13.7
3rd Year	83.5	229	11.5
4th Year	83.5	191	9.6
(5th Year = recruitment	83.5	160	8.0

Hatching success averages 68% in Labrador (Birkhead and Nettleship 1982), so

$$CP = BP\,[(0.50 * 0.68) + (0.6 * 0.29 * 0.68) + (0.6 * 0.15) + (0.32 * 0.68)]$$

(breeders; 2nd–4th year; 1st year; failed breeders)

$$= 0.77\,BP$$

(v) Razorbill *Alca torda*

(a) *Breeding population*: Gulf, 6740 birds (Chapdelaine and Laporte 1982); Newfoundland, 1480; Labrador, 38 584.

(b) *Life-table*: Clutch size is one and breeding success averaged 67% in the Gulf of St. Lawrence (Bedard 1969). First-year survival, from banding returns, is 49% in eastern Canada (Bedard 1969), which agrees well with the 45% from British banding recoveries (Lloyd 1974). Adult survival, from resightings of breeding birds at Skokholm Island, Europe, is 90–92% (Lloyd and Perrins 1977); the higher figure is used here. The modal age of first breeding is 5 years in Britain (Lloyd and Perrins 1977). Average annual survival between years 1 and 5, by interpolation, is estimated at 83.5% (Table 8).

(c) *Proportion in study area*: British recoveries between May and July showed 20% of 1st-years within 200 km of the colony (Mead 1974); by interpolation, 10% are estimated to be within 100 km of the colony. Adults and immatures older than one year showed similar distribution patterns to each other; accordingly, all birds older than 1 year are assumed to be within 100 km of land in July.

(d) *Time spent at sea*: Lloyd (1982) found that off-duty breeding razorbills spent 20–34% of their time on land at Great Saltee Island, and 37% on Skokholm; these figures are very similar to those for Common Murres (discussed previously). There are no other data on time-budgets, so these are assumed to be the same as Common Murres.

Hatching success averaged 76% in the Gulf (Bedard 1969), 70% in Norway (Barrett 1984) and 64% on Skokholm, Wales (Lloyd 1977); the mean of these figures (70%) is used here.

Table 9
Atlantic Puffin life-table, based on cohort of 1000 breeding pairs

Age-class	% Survival (for fledgelings, = breeding success)	Number in population	% Breeding population
Adult	96	2000	100
Fledgelings	71	710	35.5
1st Year	35	249	12.8
2nd Year	75	187	9.4
3rd Year	75	140	7.0
4th Year	75	106	5.3
(5th Year = recruitment	75	80	4.0

The countable population is therefore:

$$CP = BP\,[(0.35 * 0.70) + (0.10) + (0.13 * 0.80) + (0.21 * 0.35)$$

(breeders; 1st year; 2nd year; 3rd–4th year)

$$+ (0.30 * 0.35)] = 0.63\,BP$$

(failed breeders)

(vi) Atlantic Puffin *Fratercula arctica*

(a) Breeding population: Gulf, 14 740; Newfoundland 495 000; Labrador, 153 460.

(b) *Life-table*: Breeding success in Newfoundland (33% (Nettleship 1972*a*)) is substantially lower than breeding successes measured elsewhere (e.g. 64% on Skomer (Ashcroft 1979), 87% and 93% on Funk and Small Islands, Newfoundland (Nettleship 1972*a*), 80% on Isle of May, Scotland (Harris 1983), 77% on St. Kilda (Harris 1980)). Here we use an overall mean figure, from all these studies, of 71%.

First-year survival was 35% in banding returns of British puffins (Mead 1974). The same data estimated adult survival at 95.5%, close to the 96% from resightings recorded by Harris (1983) in Scotland and 95% by Ashcroft (1979) in Wales. Age of first breeding is widely given as 5 years on average (e.g. Ashcroft 1979; Harris 1981, 1983) and that figure is used here, although Harris' data suggest that the modal age of first breeding may be nearer 6; 26 of his sample of 54 first bred at 7 or older. The average annual survival rate between years 1 and 5, by interpolation, is 75% (Table 9).

The life-table deserves comment. It is based on such Canadian data as are available, and on the assumption that the population is stable. More likely, puffin populations are declining as Nettleship (1980, 1985) has claimed. However, they might be declining because of low breeding success (which would be likely if the very low breeding output measured by Nettleship (1972*a*) in Newfoundland was typical of Canadian puffins), or because of low survival of immatures, or from a higher adult mortality than that used here (which is inferred from British figures). Without knowing at which point in the life-cycle there is excess mortality, the life-table

cannot be adjusted to reflect the apparent steep decline in the population.

Alternative life-tables can be constructed using different values for breeding success. The most recent and detailed studies are by Harris (1980, 1983) in Scotland where breeding success averaged nearly twice the Newfoundland figure, for example. This figure, applied to Table 9, implies an increasing population, which is true of many British colonies but not of the Canadian population which is at best stable but more likely declining (Nettleship 1980, 1985). Alternatively, setting recruitment constant at replacement rate with 80% breeding success gives a 2–4 year survival of 73%, which is substantially lower than the figure in Table 9.

It is important to note that breeding success as reported in the literature refers to chicks fledged per pair that laid an egg; in some British colonies, 20–30% of "breeding" pairs may occupy burrows without laying. Puffins in Canada are censused by "occupied burrows", but this category includes burrows in which no egg is laid (Nettleship 1972*b*). Hence, these figures for breeding success, low as they are, may seriously overestimate the breeding output of a population counted by this method. Counteracting this bias is the tendency for research on puffin breeding biology to cause losses and so underestimate the breeding success of undisturbed colonies. This has been suggested by Pierotti (1983) and Birkhead and Nettleship (1982), though Harris (1980, 1983) suggested that the methods used in such research (including Nettleship's (1972*a*), which Pierotti addressed specifically) do not seriously lower breeding success in puffins.

(c) *Proportion in study area*: First-year birds rarely come ashore; Mead (1974) gives one banding return of a yearling 70 km from its natal colony. Twenty-five percent of 1st-years are here assumed to spend July within 100 km of shore. Few 2nd-year birds land (though more than 1st-years), but all the returns of banded 2-year-olds from eastern North America are at the natal colony (CWS unpubl. rep., Ottawa). We assume that 75% of 2-year-olds are within 100 km of the colony in July. Three- and 4-year-olds are assumed to be entirely within the area, as are adults. Ashcroft's (1979) finding that 20% of adult puffins in a Welsh colony could not breed because of competition with rabbits and Manx Shearwaters *Puffinus puffinus*, and that a further 2% were away from the colony each year, has not been shown to apply in Canadian colonies.

(d) *Time spent at sea*: There are no time-budgets for this species. The single chick is not brooded or attended (as, for example, in murres and Razorbills), so an estimated 75% of time spent at sea for each adult in July seems reasonable. First-years are assumed to spend 100% of their time at sea. Few 2nd-year birds land (though more than 1st-years); they are treated here as spending 90% of their time at sea. Three- and 4-year-olds are assumed to spend the same amount of time at sea as adults.

The mean of all figures for hatching success given by Harris (1984) is 77%; this figure is used here.

The countable population is therefore:

$$CP = BP\,[\underbrace{(0.75 * 0.77)}_{\text{breeders}} + \underbrace{(0.13 * 0.25)}_{\text{1st year}} + \underbrace{(0.09 * 0.75 * 0.9)}_{\text{2nd year}} + \underbrace{(0.12 * 0.75)}_{\text{3rd–4th year}} + \underbrace{(0.23 * 0.75)}_{\text{failed breeders}}] = 0.93\,BP$$

Species accounts — Northern area

(i) Northern Fulmar *Fulmarus glacialis*

(a) *Breeding population*: This species breeds commonly in arctic Canada, but rarely in the Maritimes (Nettleship and Montgomerie 1974). The breeding population in the Lancaster Sound study area (Fig. 2) is 344 000, with an additional 6000 birds on Coburg Island of which 25% probably feed within the study area in August; the total BP for the purposes of this exercise is thus 345 000 birds.

(b) *Life-table*: The only quantitative data (apart from Salomonsen (1967—see below)) are from a Scottish colony in an expanding population (Dunnet *et al.* 1979). Direct application of these figures for age at first breeding (9 years), and annual survival of breeders (97%) and non-breeders (91%), to the Canadian breeding output of 47% (Linton and Nettleship 1977), produces a life-table with a surplus of recruits equivalent to 268% of the number needed to keep the population stable. The Canadian population is probably stable, and certainly shows no evidence of increase on the scale shown by eastern Atlantic populations (Nettleship 1980), so the Scottish data cannot be applied wholesale to Canadian populations. The problem with adjusting the data to yield a life-table more likely to reflect the state of the Canadian population, as with the Atlantic Puffin, is that there are a number of different ways to make adjustments but no Canadian data to guide which one is chosen.

Perhaps the feature of the Scottish data least likely to apply to the Canadian Arctic is the high pre-breeding survival. The age of first breeding is probably also over-estimated, even for the Scottish population (Dunnet *et al.* 1979). A small decrease in adult survival can also have a marked effect on the rest of the life-table. Accordingly, the following changes to the Scottish data are suggested for the Canadian Arctic population:

(i) age of first breeding 8 years, rather than 9;
(ii) adult survival 95%, rather than 97%;
(iii) using these two changes, the mean annual survival of pre-breeders is calculated by interpolation between the number of fledgelings and the number of 8-year-old recruits required in a stable population (see Northern Gannet).

Pre-breeding survival works out to 82.4%, compared with the 91% of the Scottish population. The calculated life-table is shown in Table 10.

Salomonsen (1967) gives a graph of the age distribution of banded birds recovered off Greenland, which differs quite markedly from that in Table 10. Among several possible reasons for this are probable higher chick production in the Low Arctic colonies of West Greenland, compared with those

Table 10
Northern Fulmar life-table, based on cohort of 1000 breeding pairs

Age-class	% Survival (for fledgelings, = breeding success)	Number in population	% Breeding population
Adult	95	2000	100
Fledgelings	47	470	23.5
1st Year	82.4	387	19.4
2nd Year	82.4	319	16.0
3rd Year	82.4	263	13.2
4th Year	82.4	217	10.9
5th Year	82.4	179	9.0
6th Year	82.4	147	7.4
7th Year	82.4	121	6.1
(8th Year = recruitment	82.4	100	5.0

of the Canadian High Arctic, and possible distortions through hunting of fulmars in Greenland.

(c) *Proportion in study area*: Salomonsen (1967) and Macdonald (1977), referring to Greenland and British populations, respectively, both suggested that most birds older than 4 years, and many 3-year-olds, come to land regularly at the colony during the breeding season. Birds between 3 and 7 years old in the calculated life-table (Table 10) account for about 47% of the breeding population. Linton and Nettleship (1977) found that non-breeders attending the colony at Prince Leopold Island, Lancaster Sound, numbered about 61% of the breeding population. Non-breeders of 1- and 2-years-old account for a further 35% of the breeding population. Banding recoveries from Disko Bay in Northwest Greenland (Salomonsen 1967) suggest that 1- and 2-year-old birds account for about 13% of the local population in the summer; Salomonsen (1967) implies that these birds had been banded elsewhere and that 1- and 2-year-old birds do not visit the vicinity of breeding colonies. However, if they do visit land in similar proportions to their numbers in Disko Bay, they would raise the proportion of non-breeders very close to that obtained in Lancaster Sound (Linton and Nettleship 1977). This would mean—contrary to Salomonsen's suggestion—that there are negligible numbers of non-breeders within the feeding range of the colony that do not come to land. Here we use the figure of 61% of the breeding population present as non-breeders, from Linton and Nettleship's (1977) field data from Lancaster Sound itself, but point out that this is not consistent with the calculated life-table.

Fulmars are known to have a large potential feeding range while breeding, but authorities differ sharply on the actual ranges involved. Dunnet and Ollason (1982) quoted band recoveries of breeding birds, in the breeding season, averaging 232 km from the colony; these could be split into separate means (n = 3 each) for incubation (296 km) and chick-rearing (176 km). However, Furness (1983) and Furness and Todd (1984) use very different foraging ranges; these authors misquote Dunnet and Ollason (1982) as giving "no clear evidence for ranges of breeding adults", and calculates a maximum potential foraging range of 120 km for a 6-hour departure. Furness (1983) based his figures on sightings of dyed birds—not necessarily feeding when sighted, though he did not mention this—at a time when small chicks were present, being constantly brooded, and with a small food demand. He dyed 21 birds with eggs or small chicks; "several" of the eggs were lost before the study was completed. Of 10 sightings in July and August, the furthest was 120 km, the median 35 km; nine birds failed to rear chicks and all but one of the sightings could in theory have been from these birds. The birds studied by Furness made much shorter foraging trips than those on Prince Leopold Island, which are therefore likely to forage at least as far from land as suggested by Dunnet and Ollason's (1982) figures. Furness and Todd (1984) found that the diets of fulmars breeding on Foula and St. Kilda were very different, suggesting that there was very little overlap in the feeding ranges of the two colonies and thus, since the islands are 445 km apart, that their foraging ranges are less than 220 km. The limits chosen for the Lancaster Sound study area are about 250 km from the nearest fulmar colony, except for the small one at Coburg Island which is less than 50 km inside the study area limits. Here it is assumed that only 25% of Coburg birds forage within the study area. Further, the few birds from other Lancaster Sound colonies which might feed outside the study area are probably balanced by birds entering it from colonies in northwest Greenland and northeast Baffin Island.

(d) *Time spent at sea*: Breeding birds spend, on average, 8 h of the day at sea while the chick is being brooded (for the 1st week of August), and 96% of the day at sea for the rest of the month (Linton and Nettleship 1977); on average, therefore, breeders spend 81% of the day at sea during August in Lancaster Sound. Linton and Nettleship's (1977) data suggest that non-breeders attending the colony follow similar attendance patterns to breeders; but non-breeders attending a particular site surely cannot be assumed to be the same individuals as can birds attending a chick, so that the data on non-breeders—with regards to both their numbers and their time-budgets—are less reliable than the data for breeders.

The countable population is therefore calculated using a proportion of non-breeders of 0.61 BP, a hatching success of 62% (Linton and Nettleship 1977), and assuming all 1.61 BP birds are in the area and spend 81% of their time at sea. From these figures,

$$CP = BP\,[\underbrace{(0.62 * 0.81)}_{\text{breeders}} + \underbrace{(0.61 * 0.81)}_{\text{non-breeders}} + \underbrace{(0.38 * 0.81)}_{\text{failed breeders}}] = 1.3\,BP$$

(ii) Black-legged Kittiwake *Rissa tridactyla*

(a) *Breeding population*: Lancaster Sound, 207 500 birds (assuming 75% of colonies at Coburg Island and Baillie-Hamilton Island feed within the survey area).

(b) *Life-table*: Clutch-size in Lancaster Sound averages 1.7, hatching success 80%, and fledging success 57% (Nettleship and Birkhead, ND).

(c) *Time spent at sea*: Taken as 82% for breeders (figures for Pribilofs, from Hunt *et al.* 1982) and 4-year-olds, others as for southern areas.

The countable population is therefore:

$$CP = BP\,[(0.82 * 0.80) + (0.20 * 0.82) + (0.60 * 0.90) + (0.20 * 0.82)]$$

(breeders; 4th year; 2nd–3rd years; failed breeders)

$$= 1.52\ BP$$

(iii) Thick-billed Murre *Uria lomvia*

(a) *Breeding population*: 740 000 birds.

(b) *Life-table*, (c) *proportion in study area*: Assumptions as for southern areas, except for the population of 2- to 4-year-old non-breeders. This is taken as 19% BP from the counts of non-breeders attending the colony (Gaston and Nettleship 1981), rather than the 17% BP suggested by the Common Murre life-table (29% BP 2- to 4-year-olds, of which 60% were estimated to be in the study area). Band recoveries in the Canadian arctic suggest that few, if any, 1- or 2-year-old birds are in the vicinity of the colony in July (A.J. Gaston, pers. commun.).

(d) *Time spent at sea*: Gaston's (1985) figures for Prince Leopold Island suggest that breeders spend 50% of their time at sea and non-breeders 47%.

Using the 79% hatching success recorded by Gaston and Nettleship (1981) at Prince Leopold Island, the countable population is therefore:

$$CP = BP\,[(0.50 * 0.79) + (0.19 * 0.47) + (0.15) + (0.21 * 0.47)] = 0.73\ BP$$

(breeders; 2nd–4th year; 1st year; failed breeders)

Conversion factors

(i) Breeding species

Table 11 shows the calculated densities at sea for all species in each study area, together with the mean number of birds seen per linear kilometre on PIROP counts in July and a conversion factor C, obtained by dividing the PIROP index into the calculated mean density. The two murre species (*Uria*) are so difficult to distinguish at sea that in the southern areas, where the two species overlap, they are commonly recorded as "murre spp." on PIROP counts; samples of individual species are inadequate, so the figures for "murre spp." have been used here, using breeding biology data for Common Murres (which far outnumber Thick-billed Murres here). The two species are likely to have similar conversion factors because these depend chiefly on visibility and behaviour at sea, in which the two species are clearly very similar. The two values of C for Northern Gannets differ by more than an order of magnitude. There is no real alternative to using the mean of the two values (1.27) and accepting—however reluctantly—the large margins of error involved.

The two C values calculated for southern Black-legged Kittiwakes are very close. That for Lancaster Sound is much higher, apparently because kittiwakes there are highly concentrated in coastal waters too close inshore to be sampled by the survey vessels on which PIROP counts are made. Nettleship and Gaston (1978) found that only 21% of kittiwakes in Lancaster Sound in August were further than 4 km from shore. Applying this correction to C for Lancaster Sound gives a revised estimate of $5.05 * 0.21 = 1.06$, almost identical to C for southern areas. This is lower than C for gannets, which at first seems anomalous as gannets are so much bigger than kittiwakes, but immature gannets are much darker (and thus less visible) than young kittiwakes.

The single value of C obtained for Northern Fulmars (in Lancaster Sound) is rather higher than might be predicted from those obtained for gannets and kittiwakes. Nettleship and Gaston (1978) found in aerial surveys of western Lancaster Sound in August that over 40% of fulmars were in the coastal zone (defined as within 4 km of the shore). Applying this "coastal correction"—as for northern Black-legged Kittiwakes (above)—lowers C to 1.02.

The conversion factors obtained for "murre spp." are similar to those for puffins, although murres are larger than puffins (23% longer-winged using wing lengths in Birkhead and Nettleship (1982)) and would be expected to be more easily visible. Razorbill C values are very variable, but derive from much lower densities than other auks. The figures for Thick-billed Murres in Lancaster Sound yield an anomalously low value of C, suggesting that the calculated value of D underestimates the real density of birds. The expected density is much higher than for any other species (except fulmars in Lancaster Sound—see above). The low value of C may be due partly to the few PIROP samples available from Lancaster Sound and partly to the tendency—evident also in murres and puffins—for C to be lower at higher densities. Applying a "coastal correction" as for fulmars and kittiwakes (above), using 30% of birds found in the coastal zone on aerial surveys (Nettleship and Gaston 1978) lowers C still further, as the anomaly here lies in the very high PIROP counts rather than in high expected densities. We cannot satisfactorily explain this anomalous result.

The values of C for expected densities of auks of less than 0.5 birds·km^{-2} are particularly variable and, because the sample sizes involved are small, we have omitted these data. The mean of the values of C for all alcids corresponding to expected densities of at least 0.5 birds·km^{-2} is 1.8, with 95% confidence intervals of 1.2–2.3. We have applied this value to alcids in general.

(ii) Implications of the conversion factors

It is possible to check on the absolute and relative values of C, by reference to the distances from the ship at which the different species are likely to be visible. Because the PIROP counts are expressed as birds per linear kilometre, a conversion factor (to birds·km^{-2}) of 1.0 would imply that the birds were detected up to a distance of 500 m either side of the ship. Gannets and kittiwakes (and fulmars after correcting for coastal effects) each have a C of about 1; though gannets are larger, many of them are in immature plumage, with varying amounts of brown rendering them less conspicuous, whereas even 1st-year kittiwakes appear largely white so it is reasonable to expect these two species to share a similar C. It is also reasonable to expect them to be detected up to

Table 11
Breeding and countable populations, calculated densities at sea, PIROP counts, and conversion factors for seabirds in the four study areas

Species	Region	BP	CP	D	PIROP $\bar{x}$	PIROP SE	C
Northern Fulmar	Lanc. Sound	344 000	577 280	8.345	4.923	0.705	1.695
	Lanc. Sound (coastal correction)†			5.007			1.020
Northern Gannet	Gulf	45 550	41 906	0.186	0.073	0.016	2.372
	E. Nfld.	19 960	16 343	0.089	0.514	0.195	0.172
	Labrador	0	0	—	0.047	0.012	—
Black-legged Kittiwake	Gulf	82 580	167 377	0.743	0.707	0.106	1.051
	E. Nfld.	123 260	168 866	0.915	0.880	0.327	1.041
	Labrador*	100	—	—	0.520	0.119	—
	Lanc. Sound	207 500	315 400	4.723	0.935	0.117	5.050
	Lanc. Sound (coastal correction)†			0.992			1.060
Razorbill	Gulf	6 750	3 718	0.017	0.040	0.034	0.413
	E. Nfld.	1 480	814	0.004	0.018	0.007	0.550
	Labrador	38 584	21 221	0.201	0.067	0.019	2.678
Thick-billed Murre	Lanc. Sound	740 000	614 200	9.197	10.597	1.382	0.868
	Lanc. Sound (coastal correction)†			6.438			0.558
	Hudson Strait	1 650 000	1 204 500	4.208	3.224		1.305
Murre spp.	Gulf	47 640	35 249	0.112	0.035	0.013	3.397
	E. Nfld.	980 860	519 856	2.818	1.294	0.292	2.179
	Labrador	131 044	69 453	0.657	0.347	0.092	1.896
Atlantic Puffin	Gulf	14 740	13 747	0.061	0.017	0.007	3.211
	E. Nfld.	495 000	470 250	2.549	1.493	0.215	1.707
	Labrador	153 460	145 787	1.380	0.708	0.345	1.949

* Many non-breeding kittiwakes from Greenland visit Labrador waters in July.
† See text for explanation.
Note: Gulf = Gulf of St. Lawrence; E. Nfld. = eastern Newfoundland; BP = breeding population (no. of birds); CP = countable population; D = calculated density (birds per square kilometre); PIROP = mean no. of birds per linear kilometre recorded on 10-min PIROP watches; C = conversion factor (D/PIROP). See text for details.

500 m from the ship, as Dixon (1977) found that gannets, kittiwakes, and fulmars were first seen on average 363 m, 216 m, and 352 m (respectively) from the ship when sitting on the water, and they would be visible in flight substantially further away. The conversion factor of 1.8 for alcids suggests that they were visible up to 277 m; Dixon (1977) first saw Common Murres and Atlantic Puffins at mean distances of 217 and 218 m, respectively.

The values of C are thus reasonable in relation to the little available information known about these species' visibility at sea.

Conversion factors have been calculated to three decimal places to minimize rounding errors, but it would give a misleading impression of precision to express them to more than a single decimal place; they are therefore rounded accordingly.

(iii) Other species

Conversion factors are also needed for other species, but cannot be calculated directly either because they do not breed in this area (Greater and Sooty Shearwaters *Puffinus gravis* and *P. griseus*, respectively, phalaropes *Phalaropus* spp., Great Skua *Catharacta skua*); because they feed so close to land while breeding that very few breeders would be detected on PIROP counts (*Larus* gulls, jaegers *Stercoraria* spp.); or because their breeding populations have yet to be determined (Leach's Storm Petrel *Oceanodroma leucorhoa*, which is also hard to distinguish at sea from non-breeding migrants of Wilson's Storm Petrel *Oceanites oceanicus*, and Dovekie *Alle alle*, of which the first breeding population known in Canada was described in 1984 (Finley and Evans 1984)). Conversion factors for these species have to be estimated by comparison with the most similar of the species for which

they can be calculated:

Dovekies 1.8; they present difficulties because, although their colouring is much the same as the other auks, they are very much smaller (wing length 69% of Atlantic Puffin, 56% of Common Murre, using Dovekie wing length in Norderhaug (1970)). Dovekies typically move in flocks, which are easier to detect than scattered birds but are also invariably underestimated, so the biases introduced by flocking are at least opposing even if they do not cancel each other out. There seems no alternative to using the same conversion factor for Dovekies as for the other auks. Sooty and Great Shearwater 1.4 (the detectability of both shearwaters is likely to be intermediate between that of fulmars and auks because, though they behave like fulmars, they are much darker; a C midway between 1.0 of fulmars and the 1.8 of murres is therefore appropriate). Storm petrels and phalaropes 2.0 (this is the highest as they are the smallest species, thus we feel it is reasonable to suggest that they are twice as hard to see as Northern Fulmars). Skua 1.8 (similar size to Great Black-backed Gull, but dark at all ages). Jaegers 1.6 (between Great Black-backed Gull and Skua). *Larus* gulls, other than Great Black-backed, 1.2 (slightly more than Black-legged Kittiwake to allow for less conspicuous immatures). Great Black-backed Gull 1.4 (slightly more than Northern Gannet, corresponding to smaller size, and slightly higher than other *Larus* gulls because of the darker back of adults).

Conclusions

(i) Conversion factors for translating the mean numbers of birds seen per linear kilometre on PIROP 10-min watches to the mean number of birds $\cdot km^{-2}$ at ship speeds of 5 knots and over, for observations made from at least 4.6 m above the sea, are suggested as follows: Northern Fulmar 1.0; Northern Gannet 1.3; Black-legged Kittiwake 1.1; Common Murre, Thick-billed Murre, Razorbill, and Atlantic Puffin 1.8. These species breed in the areas under study and consequently the conversion factors are based on acceptable data from population sizes available for counting.

(ii) By comparison with the most similar of the above species, the following conversion factors are suggested for species that do not breed in the areas under study, and those that breed in numbers either too small or too poorly known to allow conversion factors to be calculated: Sooty and Great Shearwater 1.4; storm petrels and phalaropes 2.0; Great Black-backed Gull 1.4; other *Larus* gulls 1.2; Skua 1.8; jaegers 1.6; Dovekie 1.8.

Acknowledgements

We thank D.N. Nettleship for supplying unpublished information, B. Collins for help with programming and statistics, and H. Boyd, G. Finney, K. Powers, D. Schneider, and S. Wendt for helpful comments on various drafts of this report.

References

Ashcroft, R.E. 1979. Survival and breeding biology of Puffins on Skomer Island, Wales. Orn. Scand. 10:100–110.

Barrett, R.T. 1984. Comparative notes on eggs, chick growth and fledging of the Razorbill *Alca torda* in North Norway. Seabird 7:55–61.

Bédard, J. 1969. Histoire naturelle du Gode, *Alca torda* L., dans le golfe Saint-Laurent, province de Québec, Canada. Étude du Service canadien de la faune n° 7, Ottawa.

Birkhead, T.R. 1978. Attendance patterns of Guillemots *Uria aalge* at breeding colonies on Skomer Island. Ibis 120:219–229.

Birkhead, T.R.; Hudson P. 1977. Population parameters for the Common Guillemot *Uria aalge*. Orn. Scand. 8:145–154.

Birkhead, T.R.; Nettleship, D.N. 1982. Studies of alcids breeding at the Gannet Clusters, Labrador. Can. Wildl. Serv. Unpubl. paper, Dartmouth, NS. 144 pp.

Briggs, K.T.; Hunt, G.L., Jr. 1981. Seabirds: details of strip censusing techniques. Pages 257–266 *in* Summary Report, 1975–1978. Marine mammal and seabird survey of the Southern California Bight area. Springfield, Virginia, US Dep. Commerce, Natl. Tech. Inf. Serv. Rep. PB 81-248-197.

Brown, R.G.B. 1986. Revised atlas of eastern Canadian seabirds. Can. Wildl. Serv., Ottawa. 120 pp.

Brown, R.G.B.; Nettleship, D.N.; Germain, P.; Tull, C.E.; Davis, T. 1975. Atlas of eastern Canadian seabirds. Can. Wildl. Serv., Ottawa. 220 pp.

Burnham, K.P.; Anderson, D.R.; Laake, J.L. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. Wildl. Monogr. No. 72.

Chapdelaine, G.; Laporte, P. 1982. Population, reproductive success and analysis of contaminants in Razorbills (*Alca torda*) in the estuary and Gulf of St. Lawrence, Quebec. Can. Wildl. Serv. Prog. Note No. 129. 10 pp.

Coulson, J.C.; White, E. 1959. The post-fledging mortality of the kittiwake. Bird Study 6:97–102.

Dixon, T.J. 1977. The distance at which sitting birds can be seen at sea. Ibis 119:372–375.

Dunnet, G.M.; Ollason, J.C. 1982. The feeding dispersal of Fulmars *Fulmarus glacialis* in the breeding season. Ibis 124:359–361.

Dunnet, G.M.; Ollason, J.C.; Anderson, A. 1979. A 28-year study of breeding Fulmars *Fulmarus glacialis* in Orkney. Ibis 121:293–300.

Finley, K.J.; Evans, C.R. 1984. First Canadian breeding record of the Dovekie (*Alle alle*). Arctic 37:288–289.

Furness, R.W. 1983. The birds of Foula. Ambleside: Brathay Hall Trust. 147 pp.

Furness, R.W.; Todd, C.M. 1984. Diets and feeding of Fulmars *Fulmarus glacialis* during the breeding season: a comparison between St. Kilda and Shetland colonies. Ibis 126:377–387.

Gaston, A.J. 1985. Energy invested in reproduction by Thick-billed Murres *Uria lomvia*. Auk 102:447–458.

Gaston, A.J.; Nettleship, D.N. 1981. The Thick-billed Murres of Prince Leopold Island. Can. Wildl. Serv. Monogr. No. 6. 350 pp.

Gaston, A.J.; Collins, B.; Diamond, A.W. 1985. An improved index of density and estimate of proportions of birds in flight for use with counts of birds at sea on transects of indefinite width. Can. Wildl. Serv. Unpubl. paper, Ottawa. 27 pp.

Harris, M.P. 1980. Breeding performance of Puffins *Fratercula arctica* in relation to nest density, laying date and year. Ibis 122:193–209.

Harris, M.P. 1981. Age determination and first breeding of British Puffins. Brit. Birds 74:246–256.

Harris, M.P. 1983. Biology and survival of the immature Puffin *Fratercula arctica*. Ibis 125:56–73.

Harris, M.P. 1984. The puffin. Poyser, Calton, UK.

Hodges, A.F. 1974. A study of the biology of the kittiwake *Rissa tridactyla*. Ph.D. thesis, University of Durham.

Hunt, G.E.; Eppley, Z.; Burgeson, B.; Squibb, R. 1982. Reproductive ecology, food and foraging areas of seabirds nesting on the Pribilof Islands, 1975–79. *In* NOAA, Environmental Research Lab., Boulder, Colo. Biological Studies 12:1–258. Environmental Assessment of the Alaskan continental shelf. Final rep.

Kampp, K. 1982. Den Kortnaebbede lomvie *Uria lomvia* in Greenland. Kandidat thesis, Univ. Copenhagen. 148 pp. Trans. R.G.B. Brown, 1983.

Lakhani, K.H.; Newton, I. 1983. Estimating age-specific bird survival rates from ring recoveries—can it be done? J. Anim. Ecol. 52:83–92.

Linton, A.; Nettleship, D.N. 1977. Biological investigations of Northern Fulmars (*Fulmarus glacialis*) at Prince Leopold Island, N.W.T., Can. Wildl. Serv. Unpubl. paper, Dartmouth, NS. 152 pp.

Lloyd, C.S. 1974. Movement and survival of British Razorbills. Bird Study 21:102–116.

Lloyd, C.S. 1977. The ability of the Razorbill *Alca torda* to raise an additional chick to fledging. Orn. Scand. 8:155–159.

Lloyd, C.S. 1982. The seabirds of Great Saltee. Irish Birds 2:1–37.

Lloyd, C.S.; Perrins, C.M. 1977. Survival and age of first breeding in the Razorbill (*Alca torda*). Bird-banding 48:239–252.

Macdonald, M.A. 1977. An analysis of the recoveries of British-ringed Fulmars. Bird Study 24:208–214.

Maunder, J.E.; Threlfall, W. 1972. The breeding biology of the Black-legged Kittiwake in Newfoundland. Auk 89: 789–816.

McLagan, R.; Piatt, J. 1982. Aspects of the population biology of the Common Murre (*Uria aalge*) at Cape St. Mary's, Newfoundland. Dep. Biol., Memorial University. 29 pp.

Mead, C.J. 1974. The results of ringing auks in Britain and Ireland. Bird Study 21:45–86.

Moisan, G.; Scherrer, B. 1973. Déplacements saisonniers des Fous de bassan de l'île Bonaventure (Canada). Terre et Vie 27:414–434.

Montevecchi, W.A.; Tuck, L.M. In press. Newfoundland birds: exploitation, status and conservation. Publ. Nuttall Ornithol. Club.

Montevecchi, W.A.; Porter, J.M. 1980. Parental investments by seabirds at the breeding area with emphasis on Northern Gannets, *Morus bassanus*. Pages 323–365 *in* Behaviour of marine animals. Vol. 4, Burger, J.; Olla, B.L.; Winn, H.E. (eds.). Plenum Press, New York.

Montevecchi, W.A.; Ricklefs, R.E ; Kirkham, I.R.; Gabaldon, D. 1984. Growth energetics of nestling Northern Gannets (*Sula bassanus*). Auk 101:334–341.

Nelson, J.B. 1978. The Gannet. Vermilion, South Dakota, USA: Buteo Books.

Nettleship, D.N. 1972*a*. Breeding success of the Common Puffin (*Fratercula arctica*) on different habitats at Great Island, Newfoundland. Ecol. Monogr. 42:239–268.

Nettleship, D.N. 1972*b*. Census techniques for seabirds of arctic and eastern Canada. Can. Wildl. Serv. Occ. Pap. No. 25. 31 pp.

Nettleship, D.N. 1977. Studies of seabirds at Prince Leopold Island and vicinity, Northwest Territories. Can Wildl. Serv. Prog. Note No. 73. 11 pp.

Nettleship, D.N. 1980. A guide to the major seabird colonies of eastern Canada. Can. Wildl. Serv., Dartmouth, NS. 132 pp.

Nettleship, D.N. 1985. Distribution and status of the Atlantic Alcidae. *In* Birkhead, T.R.; Nettleship, D.N. (eds.) The Atlantic Alcidae. Academic Press.

Nettleship, D.N.; Birkhead, T.R. 1981. Alcid studies in Labrador: Gannet Clusters, June–September 1981, progress note. Can. Wildl. Serv. Unpubl. paper, Dartmouth, NS. 9 pp.

Nettleship, D.N.; Birkhead, T.R. ND. Reproductive biology of Black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla* at three high arctic breeding colonies. Can. Wildl. Serv. Unpubl. paper, Dartmouth, NS. 35 pp.

Nettleship, D.N.; Gaston, A.J. 1978. Patterns of pelagic distribution of seabirds in western Lancaster Sound and Barrow Strait, N.W.T. Can. Wildl. Serv. Occ. Pap. No. 39. 40 pp.

Nettleship, D.N.; Montgomerie, R.D. 1974. The Northern Fulmar, *Fulmarus glacialis*, breeding in Newfoundland. Am. Birds 28:16.

Nettleship, D.N.; Birkhead, T.R.; McLagan, R. 1982. Status and breeding of Black-legged Kittiwakes on the Gannet Clusters, Labrador, 1981. Can Wildl. Serv. Unpubl. paper, Dartmouth, NS. 7 pp.

Norderhaug, M. 1970. The role of the Little Auk, *Plautus alle* (L.), in arctic ecosystems. Pages 558–560 *in* Holdgate, M.W. (ed.) Antarctic Ecology, Vol. I.

Pierotti, R. 1983. Gull–Puffin interactions on Great Island, Newfoundland. Biol. Cons. 26:1–14.

Poulin, J.M. 1969. Reproduction du Fou de Bassan (*Sula bassana*), île Bonaventure (Québec), (Perspective écologique). Unpubl. M.Sc. thesis, Laval Univ., Quebec. 110 pp.

Powers, K.D. 1982. A comparison of two methods of counting birds at sea. J. Field. Orn. 53:209–222.

Salomonsen, F. 1967. The seabirds of Greenland. (Trans. R.G.B. Brown 1981). 133 pp. *From*: "Fuglene på Grønland". Rhodos, Copenhagen.

Tasker, M.L.; Hope-Jones, P.; Dixon, T.; Blake, B.F. 1984. Counting seabirds at sea from ships: a review of methods employed and a suggestion for a standardized approach. Auk 101:567–577.

Wiens, J.A.; Heinemann, D.; Hoffmann, W. 1978. Community structure, distribution and interrelationships of marine birds in the Gulf of Alaska. Final reports of Principal Investigations, Vol. 3. Boulder, Col., NOAA.

Wooller, R.D.; Coulson, J.C. 1977. Factors affecting the age of first breeding of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. Ibis 119:339–349.

Cahiers de biologie — **Service canadien de la faune**

Ces cahiers renferment des données et des conclusions à propos de nature à intéresser les biologistes d'autres organismes.

Also available in English

N° 164, septembre 1986

Calcul des densités absolues des oiseaux pélagiques en mer à partir des dénombrements du PIROP

par A.W. Diamond[1], A.J. Gaston[1] et R.G.B. Brown[2]

Introduction

Depuis 1969, les oiseaux pélagiques sont dénombrés au Canada au large de la côte est et dans l'Arctique dans le cadre du Programme intégré de recherches sur les oiseaux pélagiques, PIROP (Brown *et al.*, 1975; Brown, 1986). La base de données du PIROP a été conçue pour regrouper les observations de nombreuses personnes, souvent bénévoles, et ayant parfois une formation réduite. Les méthodes de consignation étaient donc assez simples. Tous les oiseaux observés durant une période de 10 min, appelée ici quart, étaient comptés, quel que soit l'éloignement de l'observateur. Les dénombrements n'étaient ni des transects par bandes, ni des transects linéaires, et ne pouvaient donc se traduire en estimation de densité par simple multiplication ou par une autre technique adaptée aux transects linéaires. Les objectifs de cartographie pour lesquels le PIROP a été établi ne nécessitent pas ces mesures de la densité mais doivent permettre, par modélisation, de calculer la demande énergétique des oiseaux pélagiques au large de la côte est et dans l'Arctique (Diamond *et al.*, en prép.). Notre analyse traite de cette question en comparant les dénombrements du PIROP avec les densités calculées à partir des effectifs. La méthode utilisée n'est pas destinée à remplacer les méthodes qui s'appuient sur des transects de largeur déterminée (p. ex. : Briggs et Hunt, 1981; Burnham *et al.*, 1980; Powers, 1982; Tasker *et al.*, 1984; Wiens *et al.*, 1978) et convenant mieux, de toute évidence, aux calculs de densité absolue; elle répond plutôt aux caractéristiques particulières de la base de données du PIROP.

Objectifs

(i) Pour certaines espèces : comparer les densités calculées à partir des effectifs connus dans différents territoires avec le nombre d'oiseaux dénombrés par kilomètre linéaire en mer lors de dénombrements du PIROP.

(ii) Pour toutes les espèces observées : générer un facteur permettant de convertir les dénombrements du PIROP en densité absolue à partir des résultats de (i).

(iii) Pour les espèces comparables : générer des facteurs de conversion pour les espèces qui ne nichent pas dans l'est ou dans l'Arctique du Canada mais que l'on retrouve couramment en mer, à partir des résultats de (i) et de (ii).

Méthodes

Région d'étude

La région d'étude se divise en territoires sud, comprenant le golfe du Saint-Laurent, la zone à l'est et au sud de Terre-Neuve et la zone au sud du Labrador, et en un territoire nord, le détroit de Lancaster. Dans chaque territoire, les colonies d'oiseaux de mer sont plus rapprochées les unes des autres qu'elles le sont d'un autre territoire. De plus, chaque territoire peut être considéré comme hors de l'aire normale d'alimentation d'un oiseau nichant dans une colonie située dans un autre territoire. De petites exceptions se présentent dans le détroit de Lancaster et sont traitées dans les descriptions d'espèces pertinentes. Les figures 1 et 2 illustrent les territoires exacts et indiquent les principales colonies d'oiseaux de mer qui s'y trouvent. Le golfe du Saint-Laurent est inclus en totalité, jusqu'à 70° O dans l'estuaire; les colonies sont dispersées sur son pourtour et sur les îles, de sorte que la plus grande partie du golfe se trouve dans les limites de l'aire d'alimentation d'au moins une colonie. Aucun point du golfe ne se trouve à plus de 100 km d'une colonie d'oiseaux de mer; afin que les territoires marins couverts soient aussi comparables que possible, on n'a retenu, au large de Terre-Neuve et du Labrador, que les territoires situés dans un rayon de 100 km d'une colonie importante. Le territoire du détroit de Lancaster est bordé au nord et au sud par des côtes éloignées de 70 à 100 km. On a choisi des limites est et ouest de façon à inclure les aires d'alimentation présumées des grandes colonies qui se trouvent dans les limites du détroit, y compris l'île Coburg (extrémité est du détroit de Jones), avec un chevauchement minimal entre les aires d'alimentation situées autour des colonies de l'est de la terre de Baffin et du nord-ouest du Groenland. Les colonies du détroit de Jones autres que celles de l'île Coburg n'ont pas été incluses parce qu'aucun dénombrement du PIROP n'y a été réalisé. Chacun des territoires d'étude a été défini en fonction de l'unité appropriée (1°O × ½°N); toutes les unités dont une partie se trouve à moins de 100 km d'une colonie importante ont été incluses pour l'analyse. Les territoires ont été déterminés par planimétrie à partir d'une carte au 1:2 000 000.

Époque de l'année

Nous mettons sous forme de tableau les caractéristiques des données recueillies durant les 12 mois de l'année. Pour le calcul du facteur de conversion, nous avons choisi les données recueillies en juillet pour les trois territoires sud, étant donné que de grands échantillons du PIROP étaient disponibles pour ce mois. L'activité des nicheurs et des non-nicheurs a le plus de chances d'être centrée dans une colonie en juillet, de sorte que leur distribution est alors plus concentrée que durant tout autre mois. Dans le détroit de Lancaster, les dénombrements ont eu lieu en août, parce que l'englacement a empêché bon nombre de dénombrements en juillet. Les données que nous avons utilisées pour la base de données vont de 1969 à 1983 inclusivement.

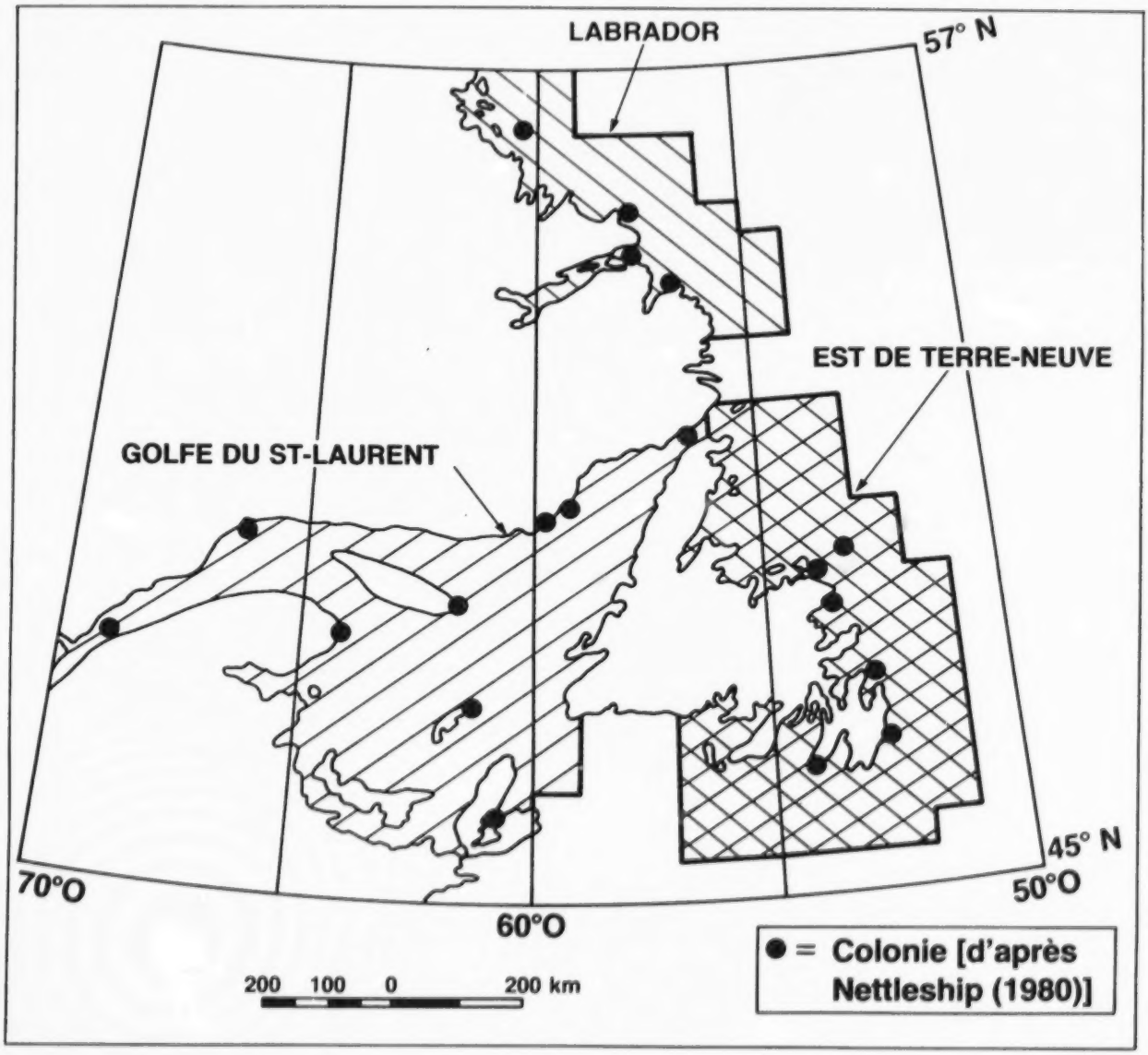
Espèces retenues

Nous avons retenu les espèces qui se nourrissent régulièrement à 10 km au moins de la côte et pour lesquelles des données fiables sur les effectifs sont disponibles, parce que les dénombrements plus près des côtes sont rares. Les

[1]SCF, Ottawa (Ontario) K1A 0E7.
[2]SCF, Institut océanique de Bedford, Dartmouth (N.-É.) B2Y 4A2.

Environnement Canada — Environment Canada
Service canadien de la faune — Canadian Wildlife Service

Figure 1
Carte des trois territoires sud

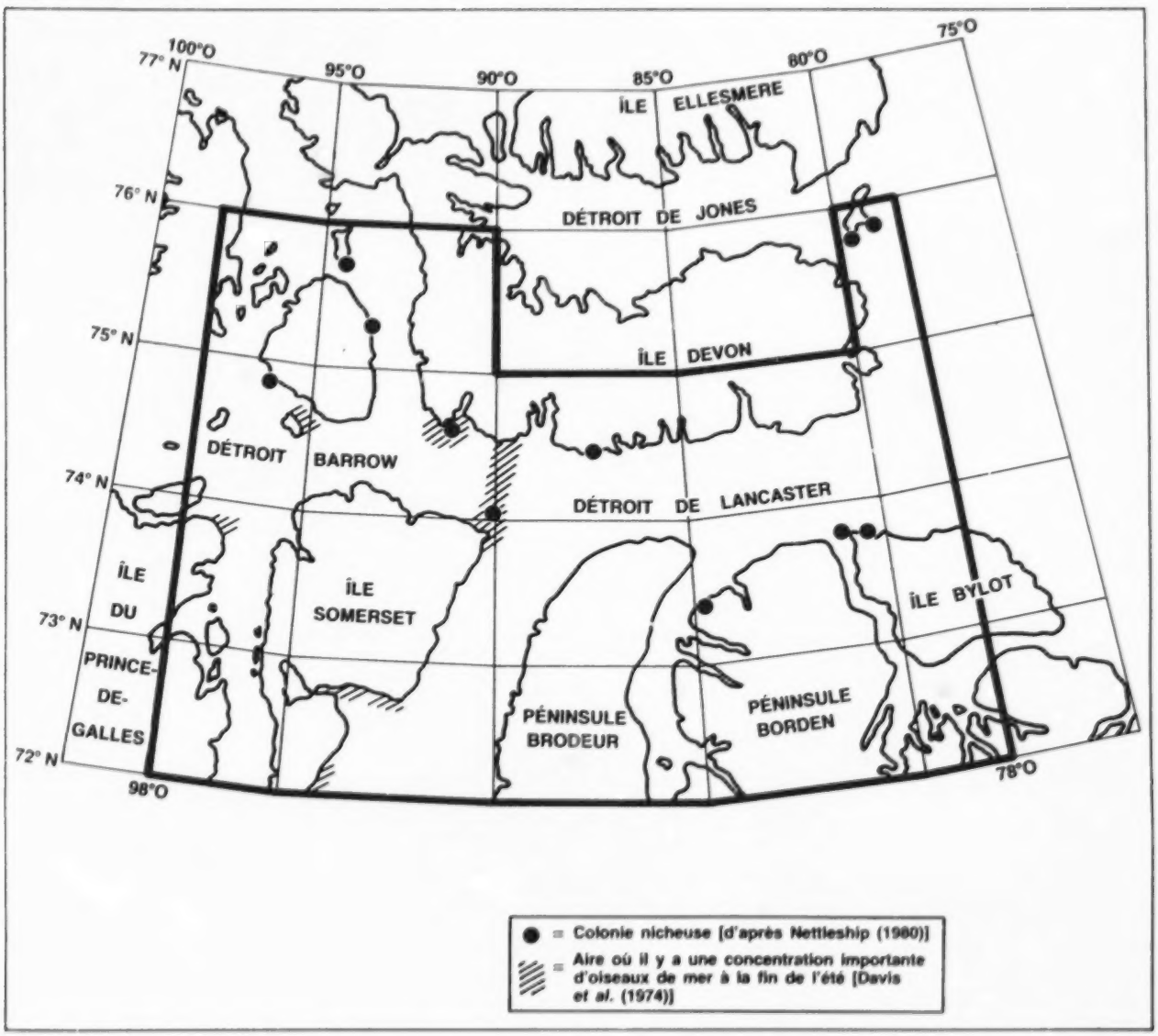


goélands (famille des laridés) et les cormorans (famille des phalacrocoracidés) ont donc été exclus. Le Guillemot noir (*Cepphus grylle*) et la Sterne arctique (*Sterna paradisaea*) répondent aux exigences mais ont été trop peu souvent observés pour que les facteurs de conversion puissent être calculés dans leur cas. On ne donnera pas plus de détails pour ces deux espèces.

Effectifs

Les effectifs nicheurs sont fournis par Nettleship (1980) et, dans le cas de l'île Baccalieu, par Montevecchi et Tuck (sous presse). En plus des nicheurs, beaucoup de non-nicheurs fréquentent les colonies durant la saison de reproduction. La plupart des oiseaux pélagiques viennent à terre rarement ou même pas du tout durant l'année qui suit leur envol, et leur présence à la colonie augmente progressivement par la suite jusqu'à ce qu'ils soient en âge de s'accoupler, souvent à l'âge de cinq ans ou plus. Pour cette raison, l'effectif juvénile peut souvent être du même ordre que l'effectif des nicheurs. Les non-nicheurs sont rarement dénombrés dans les colonies; leur effectif est généralement calculé à partir de tables de survie, ajustées pour tenir compte du fait qu'en vieillissant, ceux-ci se tiennent de plus en plus dans la colonie ou s'en approchent de plus en plus, durant la saison de nidification. Pour obtenir l'effectif de la population, il faut donc plusieurs estimations afin de :

Figure 2
Carte du territoire nord



(a) compter les non-nicheurs dans la « population », en proportion des cohortes d'âge plutôt qu'en fonction d'une distribution géographique;
(b) calculer la proportion de chaque classe d'âge inférieur à l'âge de la reproduction qu'on pourrait s'attendre à trouver dans les territoires d'étude à l'époque concernée.

Le calcul de (a) nécessite l'établissement d'une table de survie. Les données pertinentes sont essentiellement le taux de survie à l'âge adulte, le succès de la reproduction, l'âge du premier accouplement et le taux de présence dans la colonie. Ces données peuvent être tirées en partie des recaptures de jeunes ou d'adultes bagués dans les colonies et en partie d'études des colonies. Les données de baguage seules risquent de ne pas fournir d'estimations fiables des taux de survie particuliers à chaque âge (Lakhani et Newton, 1983), mais il n'existe pas d'autre méthode pour estimer le taux de survie des âges inférieurs à l'âge de la reproduction. Nous avons utilisé les calculs les plus généreux du taux de survie annuel des reproducteurs (étant donné que la plupart des calculs sous-estiment jusqu'à un certain point le taux de survie des adultes), dérivé si possible des captures d'oiseaux bagués dans les colonies ces dernières années, plutôt que de la capture d'oiseaux morts. Nous avons calculé le taux de survie à un an à partir des données de baguage (le cas échéant), étant donné que c'est la seule méthode utilisable.

Dans une population stable, la mortalité des adultes équivaut au recrutement, c'est-à-dire à l'effectif qui atteint l'âge du premier accouplement; le taux de survie de la première

année, appliqué à la cohorte des jeunes prêts à s'envoler (calculée à partir du nombre d'œufs de la couvée moyenne et du taux de succès de la reproduction) donne l'effectif qui entame la deuxième année. On estime que le taux de survie des âges intermédiaires est constant pendant ces âges et se situe entre le taux de survie de la première année et celui de l'adulte; on le calcule par simple interpolation (voir la description du Fou de Bassan). S'il n'y a pas de données valables de recapture pour les oiseaux de première année, on considère leur survie comme égale à celle des jeunes plus âgés et on la calcule en interpolant entre le nombre de jeunes qui quittent le nid et le nombre attendu de recrues.

La proportion attendue de jeunes de chaque classe d'âge (b) est calculée à la fois à partir des taux de présence et des données de baguage. La présence concerne uniquement les oiseaux qui viennent à terre, et non ceux qui se trouvent dans l'aire d'alimentation de la colonie. Les récupérations de bagues de juillet sont utilisées pour compléter et interpréter les observations de présence dans les colonies. Les deux sources de données sont biaisées, concernent généralement de petits échantillons et, dans certains cas, font défaut.

L'effectif total dans la région d'étude (TPA) peut s'exprimer comme suit :

$$TPA = \Sigma(N_i \times p_i)$$

où N_i = nombre dans la ième cohorte
- i = b pour les nicheurs (de sorte que N_b = population nicheuse BP)
- i = f_b pour les nicheurs infructueux

p_i = proportion de la cohorte présente dans le territoire (pour les nicheurs, $p_b = 1$)

Si N_i est exprimé en termes de population nicheuse, c.-à-d.

$$N_i = BP \times x_i$$

où x_i égale l'effectif de la ième cohorte en proportion de BP (de sorte que pour les nicheurs, $x_b = 1$), alors

$$TPA = BP[1 + \Sigma(x_i \times p_i)] \qquad [1]$$

Les nicheurs infructueux (dans le contexte, ceux dont les œufs n'éclosent pas) sont comptés comme suit :

La population nicheuse est évaluée à (BP × HS) au stade des jeunes en duvet, où HS = le taux d'éclosion. Cette approximation est justifiée lorsque le nombre de couples qui perdent leurs œufs est beaucoup plus grand que le nombre de couples qui perdent leurs jeunes en duvet. La plupart des espèces traitées ne couvent qu'un œuf par année; la Mouette tridactyle, la Mouette à pattes rouges et le Guillemot noir font exception, les premières pondant jusqu'à trois œufs et le dernier en pondant un ou deux. Le nombre de couples qui perdent des œufs correspond à BP (1 − HS); ces couples sont traités comme une classe d'âge distincte, avec les mêmes taux de présence que les non-nicheurs les plus âgés, et on suppose qu'ils demeurent dans les limites de la région d'étude pendant tout le mois. Cette correction tenant compte des nicheurs infructueux est introduite pour mieux décrire la situation et afin de permettre la modélisation pour les années durant lesquelles le succès de la reproduction peut être bien inférieur à la normale. Chez la plupart des espèces, les taux moyens d'éclosion n'influent que sur la deuxième décimale du facteur de conversion finale. Cela est dû en grande partie aux faits que les taux de présence des nicheurs infructueux sont jugés équivalents à ceux de la classe la plus âgée des non-nicheurs, et qui sont très semblables à ceux des nicheurs.

Population en mer

Les dénombrements du PIROP peuvent être considérés comme des échantillons aléatoires des oiseaux présents en mer, au moment du dénombrement, puisque celui-ci ne dure que 10 min durant une journée de 16 h. De la « population totale du territoire » telle que définie plus haut, seule une petite portion pourra être dénombrée en mer durant le jour. Cette « population dénombrable » est calculée en multipliant l'effectif de chaque cohorte par la proportion des heures du jour que le représentant moyen de chaque cohorte passe en mer. Il est nécessaire d'effectuer des calculs distincts pour les nicheurs, les non-nicheurs et les segments de la population non nicheuse qui peuvent vraisemblablement avoir un taux de présence différent dans la colonie.

La « population dénombrable » totale dépend donc non seulement de la taille de la population nicheuse, mais également de l'effectif des non-nicheurs, des taux de présence de chaque cohorte, ainsi que de la proportion de chaque cohorte vraisemblablement présente dans le territoire. La relation générale entre la « population dénombrable » CP, la population totale du territoire TPA, et la population nicheuse BP (forme sous laquelle les résultats de recensement sont généralement exprimés) peut se résumer comme suit :

En utilisant la même notation que dans l'équation [1], avec l'ajout de T_i = portion de la journée passée en mer par les membres de la ième cohorte, l'équation générale est :

$$CP = BP[T_b + \Sigma(x_i \times T_i \times p_i)] \qquad [2]$$

En tenant compte des nicheurs infructueux (voir ci-haut), cette équation devient :

$$CP = BP \times [HS \times T_b + (1 - HS) \times T_{fb} + \Sigma(x_i \times p_i \times T_i)] \quad [3]$$

Les densités obtenues à partir de ces facteurs de conversion ne correspondent pas nécessairement à l'effectif total des oiseaux utilisant un territoire particulier, étant donné que la « population dénombrable » dépend des taux de présence des effectifs en cause. La « population dénombrable » a été envisagée aux fins de l'étude comme le nombre d'oiseaux *en mer*, de sorte qu'en des temps de l'année autres que la saison de reproduction, les facteurs de conversion donnés ici peuvent être utilisés tel quel. Durant la saison de reproduction, dans les étendues marines situées dans le rayon d'alimentation de la colonie, un calcul de conversion sera nécessaire pour l'évaluation de l'effectif total à partir d'un territoire particulier (TPA).

Le calcul des taux de présence est presque confiné aux nicheurs; de telles données sont très rares pour les populations canadiennes, et il y en existe aucune pour les non-nicheurs.

Tableau 1*a*
Types d'activités du navire consigné durant le quart (% de chaque type) (zone 1 = au sud de 60°N, zone 2 = au nord de 60°N)

	Janv.		Fév.	Mars	Avril	Mai		Juin		Juil.		Août		Sept.		Oct.		Nov.	
Zone	1	2	1	1	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Activité (cote du PIROP)																			
Aucune donnée (0)	19	0	16	18	1	20	0	23	0	18	0	7	30	7	30	14	44	3	0
Pas de pêche (1)	73	100	80	74	99	72	100	72	100	71	100	85	61	85	61	78	56	69	100
Pêche importante (2)	4	0	3	1	0	6	0	2	0	4	0	3	6	3	6	6	0	7	0
Entre stations de pêche (3)	3	0	2	6	0	1	0	2	0	7	0	5	2	5	2	2	0	21	0
À l'ancre (7, 8)	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Autre (9)	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Il faut donc faire quelques extrapolations à partir des données européennes pour les nicheurs. Dans le cas des non-nicheurs, on a fait certaines suppositions, quelques-unes à partir de très peu de données.

À la lumière de ce qui précède, l'équation [1] peut devenir :

$$TPA = BP \times 1 + \left[\frac{Y \times S_1}{2}\right]\left[p_1 + \sum_{i=2}^{A-1} (S_{nb}{}^{i-1} \times p_i)\right] \quad [4]$$

où Y = le nombre de jeunes prêts à s'envoler par couple
S_1 = le taux de survie jusqu'à l'âge d'un an
S_{nb} = le taux de survie des non-nicheurs plus âgés
i = l'âge de la cohorte (2 = 2^e année, etc.)
A = l'âge du premier accomplement

On suppose que la relation entre CP et TPA est identique à celle qu'il y a entre la densité des oiseaux réellement en mer (D) et la densité des oiseaux qui utilisent le même territoire durant le jour (on suppose que les oiseaux actuellement dans la colonie se répartissent en mer de la même manière que ceux qui sont observés). De sorte que $D' = D \times C_b$, où D' est le nombre total d'oiseaux utilisant un territoire unitaire pendant un jour et C_b = TPA/CP, ce qui par substitution dans l'équation [4] donne :

$$C_b = \frac{1 + \left\{\frac{Y \times S_1}{2} \times \left[p + \sum_{i=2}^{A-1} (S_{nb}{}^{i-1} \times p_i)\right]\right\}}{(HS \times T_b) + [(1 - HS) \times T_n] + \left\{\frac{Y \times S_1}{2} \times \left[T_1 p_1 + \sum_{i=2}^{A-1} (S_{nb}{}^{i-1} \times p_i \times T_i)\right]\right\}} \quad [5]$$

Les nicheurs passent des portions différentes de leur temps en mer aux divers stades de leur cycle de reproduction, de sorte que le terme $(HS \times T_b)$ peut être remplacé par le développement :

$$\Sigma(p_{bj} \times T_{bj})$$

où p_{bj} représente la proportion des nicheurs au j^{ème} stade du cycle de reproduction (couvaison, soin des jeunes, etc.) et Σp_{bj} = HS, et T_{bj} est la proportion du temps passé en mer par les nicheurs au j^{ème} stade.

Les données sur la présence ou l'absence des cohortes de jeunes n'ayant pas atteint tout à fait l'âge de la reproduction (ci-après, jeunes) dans la colonie sont normalement tirées de deux sources : (a) les récupérations de bagues et (b) les effectifs d'oiseaux d'âge connu observés dans la colonie. Les données de baguage sont généralement résumées par années de reproduction, par combinaisons de recaptures d'oiseaux bagués pendant plusieurs mois. Ainsi, si on dit que 50 % des oiseaux de deux ans se trouvent à moins de 100 km de la colonie durant la saison de nidification, cela signifie que, sur plusieurs mois, une moyenne de 50 % des recaptures s'est effectuée dans ce rayon. Lorsque la présence des jeunes est maximale, on peut prévoir que la proportion sera beaucoup plus grande. Inversement, les observations de cohortes de jeunes dans la colonie sont généralement concentrées durant la période de présence maximale; si on dit que 80 % des oiseaux de trois ans visitent la colonie durant la saison de reproduction, cela indique probablement que leur présence est beaucoup plus faible durant un mois donné. Ces biais doivent être considérés lorsqu'on évalue les facteurs de conversion résultants.

Densités de population

On calcule les densités de population en divisant la « population dénombrable » par la superficie marine de chaque territoire d'étude : golfe du Saint-Laurent, 225 296 km^2; Terre-Neuve, 184 470 km^2; Labrador, 105 656 km^2; détroit de Lancaster, 66 781 km^2.

Dénombrements du PIROP

La base de données du PIROP est remarquable par son importance, la durée durant laquelle elle a été accumulée, ainsi que l'étendue du territoire qu'elle couvre. Elle reflète inévitablement la variation des facteurs du milieu, ainsi que des différences entre les observateurs, en plus de variations stochastiques et de différences réelles dans la densité des oiseaux qu'elle est conçue pour mesurer. Avant d'utiliser les données du PIROP pour déterminer l'abondance relative des oiseaux de mer, nous examinerons plusieurs facteurs qui influencent vraisemblablement le nombre d'oiseaux consignés durant les quarts de 10 min. Nous pouvons alors établir les catégories qui devraient être exclues de l'ensemble de données devant servir au calcul des facteurs de conversion, et qui génèrent par la suite des estimations pour le modèle énergétique des oiseaux pélagiques (Diamond *et al.*, en prép.). Certaines des variables notées lors des observations sont présentées par mois ou par espèce, selon le cas le plus approprié, au ta-

Tableau 1*b*
Ventilation des types de quart par mois et par zone (zone 1 = au sud de 60°N, zone 2 = au nord de 60°N)

		Type de quart (espèces, cote du PIROP)						
Mois	Zone	Toutes les espèces (00)	Fulmars et puffins seul. (20 + 22)	Laridés seul. (45)	Alcidés seul. (48)	Ni puffins, ni fulmars (72)	Pas de laridés (95)	Pas d'alcidés (98)
Janvier	1	2 841	8	2	3	0	12	0
	2	3	0	0	0	0	0	0
Février	1	4 770	0	0	228	0	14	4
Mars	1	3 141	0	0	253	0	0	0
Avril	1	3 325	0	0	210	0	0	0
Mai	1	6 662	8	10	95	302	0	0
	2	46	0	0	0	0	0	0
Juin	1	7 528	0	0	21	107	0	0
	2	112	0	0	0	0	0	0
Juillet	1	11 163	3	34	3	32	17	0
	2	2 715	0	0	208	5	0	0
Août	1	15 155	24	2	92	10	0	0
	2	10 311	2	2	812	34	4	0
Septembre	1	4 824	2	0	42	0	0	0
	2	6 507	0	6	170	0	0	116
Octobre	1	6 933	0	0	359	1	13	193
	2	1 681	0	0	18	0	0	0
Novembre	1	5 833	0	9	525	0	32	52
	2	27	0	0	0	0	0	0

Tableau 1*c*
Oiseaux/quart durant les quarts où l'espèce a été dénombrée (%)

Quart	1	2	3–4	5–8	9–16	17–32	33–64	65–128	129–256	257–512	513–1024	1025–2040	*N*
Fulmar boréal	32	15	17	16	11	5	2	1					3 586
Grand Puffin	19	11	15	18	15	12	5	2	1	1			2 944
Puffin fuligineux	40	18	17	10	7	3	2	1	1				1 299
Puffin des Anglais	84	10	5	1									101
Pétrel	36	16	16	14	11	5	2						2 032
Fou de Bassan	70	15	7	6	2	1							586
Phalarope	20	11	15	18	13	9	8	3	1	1			159
Labbe spp.	74	15	7	2	1								603
Goéland à manteau noir	56	17	9	8	5	3	1						1 186
Goéland argenté	46	16	14	10	7	4	2	1					1 376
Mouette tridactyle	47	17	16	9	6	3	2						1 538
Sterne spp.	59	22	9	5	3	1	1						238
Marmette de Brünnich	34	14	14	13	10	7	4	2					889
Mergule nain	13	10	12	14	13	10	8	7	5	4	3	1	494
Guillemot noir	59	20	11	7	2								211
Macareux moine	42	19	17	12	6	3	1						485
TOTAL													19 534

Tableau 1*d*
Catégories de visibilité notées durant les quarts (% dans chaque catégorie) (zone 1 = au sud de 60°N, zone 2 = au nord de 60°N)

	Janv.		Fév.	Mars	Avril	Mai		Juin		Juil.		Août		Sept.		Oct.		Nov.	
Zone	1	2	1	1	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Visibilité (cote du PIROP)																			
Bonne (0 et 1)	89	100	87	88	88	85	61	85	88	84	81	85	86	83	79	91	78	94	83
$\frac{1}{4}$ à 1 mille (2) (400 à 1600 m)	8	0	5	9	8	3	30	7	3	2	1	3	4	5	8	2	4	2	0
300 pi à $\frac{1}{4}$ de mille (3) (91 à 400 m)	1	0	1	1	1	3	10	1	8	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0
≤300 pi (≤91 m) (4)	0	0	0	0	0	3	0	1	0	2	5	2	0	3	0	0	0	0	17
Réflection (5)	2	0	6	2	3	1	0	4	0	2	8	8	7	7	10	5	8	3	0
Mauvaise et réflection (6)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	5	0	0	0	0	0	0	0	0
Mauvaise (7)	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	9	1	0

Tableau 1*e*
Catégories de mer notées durant le quart (% dans chaque catégorie) (zone 1 = au sud de 60°N, zone 2 = au nord de 60°N)

	Janv.		Fév.	Mars	Avril	Mai		Juin		Juil.		Août		Sept.		Oct.		Nov.	
Zone	1	2	1	1	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
État de la mer (cote du PIROP)																			
Aucune donnée (0)	7	0	10	2	7	21	13	3	8	13	33	5	21	4	13	2	7	0	3
Calme (1)	0	0	12	13	30	35	75	34	85	20	32	18	38	15	20	10	28	2	66
Petite (2)	57	100	46	44	44	34	11	55	7	54	25	61	34	55	59	51	48	58	31
Moyenne (3)	20	0	21	27	12	7	0	7	0	5	10	11	4	13	5	30	10	28	0
Grosse (4)	7	0	5	11	6	1	0	0	0	0	0	1	2	6	0	3	1	8	0
Agitée (5)	0	0	1	2	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Autre (6 et 7)	9	0	5	0	1	0	0	1	0	8	0	3	1	7	2	4	6	2	0

bleau 1, et sont traitées plus loin. Nous mettons en tableaux les données pour tous les mois (à l'exception de décembre, mois durant lequel les échantillons sont très petits) et non pas seulement pour juillet et août, parce que nous avons utilisé les mêmes critères pour partager les observations devant être utilisées dans le modèle énergétique de toute l'année (Diamond *et al.*, en prép.) de même que pour développer des facteurs de conversion décrits ici.

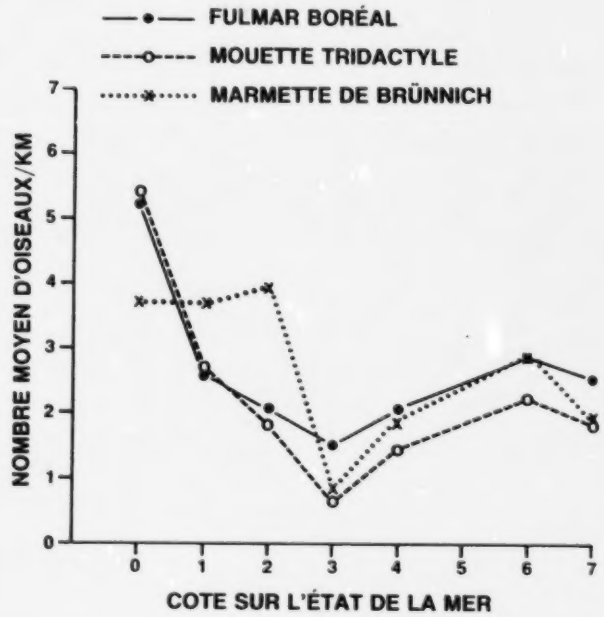
Chaque observation regroupe les données relatives à une espèce durant un quart de 10 min. On y trouve le nombre d'oiseaux, la position, l'heure du jour, le comportement des oiseaux, l'état de la mer, la vitesse du vent, la visibilité, etc. : en tout, 31 variables définies en détail par Brown *et al.* (1975). Dans le calcul du nombre moyen d'oiseaux observés par kilomètre linéaire de mer parcouru, on a inclus les observations négatives, celles dans lesquelles une espèce donnée n'a pas été observée durant un quart.

Les observations ont été d'abord triées par le critère de la fiabilité (cote 0 du PIROP = « fiable », appliquée à plus de 90 % de tous les quarts durant tous les mois, sauf novembre dans la zone 2 : 79 %), puis par l'activité menée à bord du navire (0 = aucune donnée, 1 = pas de pêche, vrai pour plus de 90 % de tous les quarts : tableau 1*a*) et la fiabilité de l'identification (0 = espèce nommé ou 2 = espèce nommée ou la plus ressemblante). Les types de quarts comprennent 00 (quart diurne, toutes espèces observées), de même que sept autres types de quarts diurnes pour lesquels divers groupes d'espèces avaient été retenus (tableau 1*b*). Ces observations ont été également triées en zone sud (45 à 60°N) et nord (au-delà de 60°N). L'englacement a restreint les observations dans la zone nord de juillet à novembre.

1. *Fréquence*
Le tableau 1*c* donne la distribution des fréquences, par espèce et par quart de 10 min. La distribution est asymétrique vers la droite chez la plupart des espèces, mais le degré d'asymétrie varie considérablement d'une espèce à l'autre, en fonction notamment du comportement grégaire de l'espèce (comparer à titre d'exemple la distribution relativement uniforme chez le Grand Puffin, les phalaropes et le Mergule main, espèces qui se déplacent en bandes, avec la distribution beaucoup plus asymétrique du Fou de Bassan, des labbes et du Guillemot noir). Les distributions ne sont ni normales ni constantes d'une espèce à l'autre. Il serait donc inapproprié d'appliquer une transformation uniforme aux données brutes pour le calcul des moyennes.

2. *Visibilité*
La plupart des observations portent la cote de « bonne visibilité » (tableau 1*d*), mais au cours de certains mois, les catégories suivantes (0,25 à 1 mille, 400 à 1600 m) apparaissent sur un nombre important d'observations. Puisque la

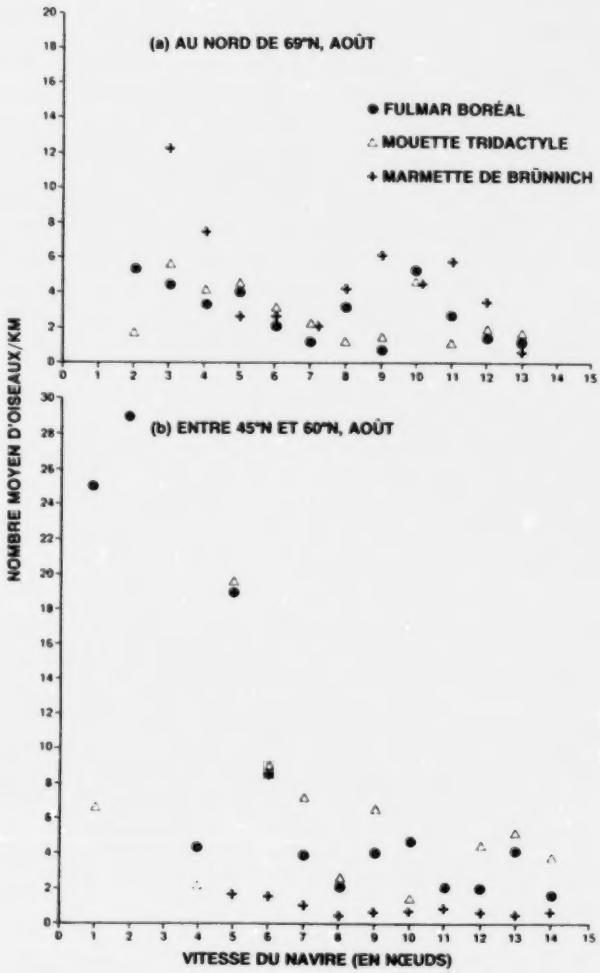
Figure 3
Influence de l'état de la mer sur les nombres de trois espèces, en août, dans la zone nord



plupart des oiseaux observés se trouvaient vraisemblablement bien en deça de 0,25 mille (402 m), les observations dans cette catégorie (cote de visibilité 2) ont été incluses dans le calcul des estimations quotidiennes.

3. *État de la mer*
L'état de la mer est noté sur une échelle de 1 à 7. Les cotes 6 et 7 n'indiquent pas les mers les plus grosses, mais les fortes houles avec des vagues faibles ou pas de vagues du tout, et dans lesquelles les oiseaux sont probablement plus visibles que dans des mers de cote plus basse. La plupart des observations sont faites par temps calme ou par petite mer (tableau 1*e*). Nous supposons, conformément à ce qu'on voit à la figure 3, que les observations qui ne portent aucune cote dans cette catégorie ont été faites par temps calme ou par petite mer, parce qu'il est plus vraisemblable que l'état de la mer soit noté par gros temps (voir *Conditions atmosphériques*, plus bas). Pour illustrer l'effet de l'état de la mer sur le nombre d'oiseaux observés, nous avons trié les données en provenance de la zone nord en août pour les marmettes, les fulmars et les mouettes. Toutes les espèces sont en général moins nombreuses jusqu'à la cote 3, après quoi elles augmentent à nouveau. Idéalement, les observations faites par des mers 2 à 4 devraient être exclues, étant donné qu'il semble s'agir des conditions les plus difficiles, mais le tableau 1*e* montre que la cote 2 est la plus fréquente durant la plupart des mois, et l'exclusion réduirait la grosseur des échantillons au point de les rendre inutilisables. Nous avons donc inclus toutes les cotes sauf 4 et 5, grosse mer et mer agitée, et nous avons accepté de vivre avec la variance élevée entraînée par l'état de la mer et que nous ne pouvons pas bien corriger.

Figure 4
Influence de la vitesse du navire sur les nombres de trois espèces



4. *Conditions atmosphériques*
Les conditions atmosphériques n'étaient généralement pas consignées (78 % de tous les quarts, tableau 1*f*). Les catégories les plus courantes enregistrées ont été le brouillard et le vent fort, ce qui reflète probablement l'habitude des observateurs à ne noter le temps que s'il est mauvais. Cependant, les caractéristiques du temps les plus susceptibles d'influer sur le nombre d'oiseaux observés durant un quart sont la visibilité et l'état de la mer. Nous avons donc sélectionné les observations en fonction de ces deux critères plutôt qu'en fonction des conditions climatiques.

5. *Glaces flottantes*
Enregistrées sous « matière flottante » sur la fiche du PIROP. Dans l'ensemble des données les plus acceptables (juillet, zone nord), 61 % des observations des fulmars et 60 % des observations de la Marmette de Brünnick étaient présentées à

Tableau 1*f*
Catégories de conditions météorologiques notées durant le quart (% dans chaque catégorie) (zone 1 = au sud de 60°N, zone 2 = au nord de 60°N)

	Janv.		Fev.	Mars	Avril	Mai		Juin		Juil.		Août		Sept.		Oct.		Nov.	
Zone	1	2	1	1	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Conditions (cote du PIROP)																			
Aucune donnée (0)	71	100	77	58	70	80	49	79	88	81	78	80	77	87	79	79	66	78	83
Bruine (1)	1	0	1	0	2	3	0	4	0	2	3	3	2	1	2	1	0	1	0
Pluie (2 et 3)	9	0	1	3	2	2	0	1	0	2	1	2	1	0	1	2	2	3	0
Vent fort (4)	6	0	14	20	12	3	11	6	0	2	5	5	3	8	2	10	4	13	7
Très calme (5)	0	0	0	0	1	1	0	1	0	2	8	3	6	0	2	1	0	1	0
Brouillard (6)	0	0	1	2	6	9	39	8	12	10	5	7	6	2	4	2	17	2	0
Neige (7)	7	0	6	17	7	2	0	0	0	0	0	0	6	1	10	4	10	3	10
Grêle (8)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tableau 1*g*
Nombre de quarts pour chaque vitesse de navire (zone 1 = au sud de 60°N, zone 2 = au nord de 60°N)

	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai		Juin		Juil.		Août		Sept.		Oct.		Nov.	
Zone	1	1	1	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Vitesse (noeuds)																		
0	15	11	18	23	14	0	14	26	6	1	9	5	11	17	11	6	11	10
1	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0
2	0	1	7	5	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	1	0
3	0	1	2	4	7	31	1	13	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0
4	6	2	3	6	7	57	3	0	3	1	2	3	0	1	4	2	2	0
5	1	9	6	4	4	0	3	31	1	1	4	5	9	2	3	0	3	28
6	6	6	4	2	1	0	2	0	3	7	11	19	1	19	3	24	5	62
7	3	1	7	2	2	0	0	0	2	5	2	2	2	2	6	8	6	0
8	5	8	4	2	8	0	8	0	13	3	6	2	3	2	14	2	15	0
9	23	9	10	5	4	0	11	0	11	1	7	2	10	1	7	4	11	0
10	6	5	20	26	32	11	19	30	20	52	17	27	28	18	14	16	20	0
11	17	7	4	8	6	0	3	0	8	7	10	9	17	6	4	1	4	0
12	5	10	5	4	3	0	5	0	9	7	6	7	1	6	5	23	8	0
13	6	15	7	4	4	0	28	0	15	10	16	16	7	19	18	11	5	0
14	1	4	1	2	5	0	2	0	3	6	5	0	6	5	2	2	4	0
15	0	8	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	1	0	0
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
17	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	3	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	3	0	0	0

la catégorie « non noté »; les autres fiches ne dégagent aucune tendance claire. Aucune analyse n'était donc justifiée, ni aucun tri par catégorie de glaces. Cela est malheureux parce qu'il est connu que la proximité des glaces influe sur la distribution des oiseaux pélagiques et que des données plus détaillées auraient pu apporter de nouveaux éléments d'information sur cette relation.

6. *Vitesse du bateau*

Le tableau 1*g* fait la distribution des quarts en fonction de la vitesse du bateau. Brown *et al.* (1975) ont présenté les densités en nombre d'oiseaux observés par quart de 10 min, mais Brown (1986) divise les effectifs observés par la vitesse du navire pour obtenir un nombre d'oiseaux par kilomètre linéaire. Les deux méthodes impliquent une corrélation négative entre le nombre d'oiseaux et la vitesse du bateau, à cause des oiseaux qui arrivent en vol dans le transect durant le quart d'observation. Cet effet est maximal quand l'écart entre la vitesse de l'oiseau et celle du navire est maximal, c'est-à-dire à la plus petite vitesse du bateau (voir également Gaston *et al.*, 1985). La figure 4 donne des exemples de cette tendance pour les observations de fulmars et de mouettes, en juillet et en août. Au tableau 2, nous présentons 26 comparaisons par paires entre le nombre moyen d'oiseaux/km à des vitesses inférieures à 10 nœuds, et à des vitesses égales ou supérieures à 10 nœuds. La plupart des oiseaux ont été observés aux

Tableau 2
Nombre moyen d'oiseaux/km par rapport à la vitesse du navire durant certains mois

	Juin		Juillet				Août				Septembre				Novembre	
	Sud		Sud		Nord		Sud		Nord		Sud		Nord		Sud	
	L	V	L	V	L	V	L	V	L	V	L	V	L	V	L	V
Fulmar																
Moyenne	2,6	0,9	16,3	1,6	3,9	1,4	12,1	3,1	3,1	2,8	8,7	1,4	2,1	0,9	2,8	2,1
ET	0,5	0,1	12,1	0,2	0,9	0,4	3,8	0,7	0,9	0,4	4,2	0,2	0,5	0,4	0,8	0,9
% V		51		82		91		65		64		61		61		50
Grand Puffin																
Moyenne			4,4	2,2			14,8	3,5								
ET			1,3	0,5			3,5	1,2								
% V				82				64								
Puffin fuligineux																
Moyenne			3,4	1,1			2,6	2,2								
ET			1,1	0,3			0,7	0,6								
% V				87				75								
Mouette tridactyle																
Moyenne	3,7	1,8	5,1	2,4			7,8	7,1	2,9	2,4	2,9	1,5	1,8	0,9	3,1	1,2
ET	0,4	0,5	2,8	1,3			2,6	2,2	0,8	0,7	1,1	0,2	0,3	0,2	0,9	0,4
% V		54		65				67		59		72		57		49
Marmette commune																
Moyenne			1,6	0,4			0,4	0,8								
ET			0,6	0,1			—	0,3								
% V				56				84								
Marmette de Brünnich																
Moyenne									5,4	3,3			1,2	1,5		
ET									2,8	1,2			0,2	0,1		
% V										63				72		

Sud = au sud de 60°N; ET = erreur-type de la moyenne; L = vitesse inférieure à 10 nœuds; V = vitesse égale ou supérieure à 10 nœuds; % V = pourcentage d'observation à des V.

vitesses inférieures dans 24 cas et l'erreur-type de la moyenne a également été plus grande aux vitesses inférieures dans 22 cas. La raréfaction des oiseaux en fonction de l'augmentation de la vitesse du navire est maximale à des vitesses inférieures à 10 nœuds. Cependant, 47 % seulement de tous les quarts, et moins durant certains mois, ont été faits à 10 nœuds ou plus, de sorte qu'il ne serait pas avantageux d'exclure tous les quarts réalisés à moins de 10 nœuds. La figure 4 donne à penser que la vitesse du navire a un effet maximal à moins de cinq nœuds et le tableau 1*g* montre que 77 % de tous les quarts ont été faits à cinq nœuds ou plus. Nous avons donc exclu les observations faites à des vitesses inférieures à cinq nœuds.

7. *Poursuite du navire*
Les oiseaux qui suivent ou qui sont visiblement influencés par le navire font l'objet d'une cote de comportement 50 à 55 ou 61 (tableau 3). Les fulmars et, dans une moindre mesure, les mouettes sont les espèces qui manifestent le plus ce comportement, et apparemment plus dans le sud que dans le nord, car la pêche est plus intensive dans le sud. Les observations qui tombent dans ces catégories ont été exclues de l'analyse, malgré leur grand nombre, particulièrement en septembre, parce qu'ils faussent nettement les rapports entre espèces et aires géographiques.

8. *Nombre d'observateurs*
Comme au moins 86 % des quarts ont été faits par un seul observateur, nous n'avons introduit aucune correction pour le nombre d'observateurs.

9. *Hauteur de l'observateur au-dessus du niveau de la mer*
Cette variable influe considérablement sur le champ de vision de l'observateur et donc sur le nombre d'oiseaux qu'il peut voir. Il y a cinq catégories de cette variable dans le PIROP, parmi lesquelles nous avons retenu celles qui correspondent à une hauteur d'au moins 15 pieds (4,6 m); cette hauteur représentait près de 99 % de toutes les observations réalisées de juillet à septembre. Des observations faites à moindre hauteur sont trop peu nombreuses pour permettre l'examen de l'effet

Tableau 3
Pourcentage d'oiseaux qui suivent les navires ou qui tournent autour, durant certains mois

	Juin	Juillet	Août		Septembre		Novembre
	Sud	Sud	Sud	Nord	Sud	Nord	Sud
Fulmar boréal	36	16	18	4	55	10	43
Mouette tridactyle	11	14	13	13	59	15	38
Marmette commune	1	3	0		0		0
Marmette de Brünnich				0,2		0	

Tableau 4
Tests de sensibilité pour le facteur de conversion C_b, reliant le nombre d'oiseaux observés en mer durant la saison de reproduction au nombre total d'oiseaux dans le même territoire

Paramètre d'entrée	Valeur choisie, juin		Changement de la valeur	% de changement dans le résultat (C_b)	
	Fou de Bassan	Macareux		Fou de Bassan	Macareux
Taux de survie de l'adulte	0,94	0,955	−50 %	+52,0	+ 0,5
Survie à un an	0,58	0,35	−50 %	− 6,7	− 0,7
Jeunes à l'envol/couple	0,72	0,42			
Âge du premier accouplement	5	5	−25 %	− 0,3	− 0,4
Proportion à l'âge de la reproduction :					
Avant la ponte	0,01	0,01	Augmenter chaque valeur à 1,0	−25,3	−25,2
Ponte/reproduction	0,66	0,71		+ 5,4	+13,6
Après l'élevage	0,23	0,06		−10,0	−64,0
Infructueux	0,10	0,22		−10,0	−25,2
Proportion présente dans la région de la colonie :					
Un an	0,77	0,25	−50 %	+ 6,3	+ 1,1
Deux ans	0,90	0,75	−50 %	0,1	0,1
Autres jeunes	1,00	1,00	−50 %	0,1	0,1
Proportion du temps en mer :					
Adultes avant la ponte	0,60	0,75	−50 %	~ 0	~ 0
Couvaison/soins des jeunes	0,40	0,50	−50 %	+20,3	+27,6
Après l'élevage	0,50	1,00	−50 %	+ 8,8	+ 4,7
Infructueux	0,50	0,75	−50 %	+ 3,8	+12,8
Un an	1,00	1,00	−50 %	+ 6,2	+ 1,4
Deux ans	0,75	0,90	−50 %	0,1	0,1
Autres jeunes	0,75	0,80	−50 %	0,1	0,1
« Vraie » valeur de C_b	1,896	1,660			

de cette variable en détail. Elle est sans doute en corrélation avec la vitesse du navire qui dépend de sa longueur et qui, à son tour, influe sur la hauteur du poste d'observation.

Test de sensibilité du facteur de conversion C_b

L'effet des variables d'entrée sur le facteur de conversion C_b a été testé de la façon suivante : on a modifié tour à tour chacune des variables d'entrée et on a comparé les résultats. Les limites de confiance ne sont pas connues pour la plupart des paramètres d'entrée, de sorte que nous avons envisagé les cas les plus extrêmes qui semblaient possibles : 50 % dans la plupart des cas. Les tests ont porté sur deux espèces, une de grande taille, qui vole fréquemment, le fou, et l'autre de petite taille qui passe le plus clair de son temps sur l'eau, le macareux. Les résultats apparaissent au tableau 4.

Les changements aux paramètres de dynamique des populations ont peu d'effet sur la valeur de C_b, malgré leur amplitude, comme d'ailleurs les changements dans les proportions de jeunes dans le territoire de la colonie. La proportion des nicheurs à différents stades du cycle de reproduction a un effet majeur chez les deux espèces, plus grand dans le cas des macareux, qui passent le plus clair de leur temps en mer après la naissance des oisillons, que chez les fous qui continuent de prendre soin de la couvée jusqu'à son envol. La proportion du temps que les oiseaux passent dans la colonie a un effet considérable dans le cas des oiseaux qui couvent et qui s'oc-

Tableau 5
Table de survie du Fou de Bassan, basée sur une cohorte de 1000 couples nicheurs

Âge	% de survie (pour les jeunes à l'envol = taux de succès de la reproduction)	Effectif dans la population	% de la population nicheuse
Adulte	94	2000	100
Jeunes à l'envol	72	720	36,0
1ère année	58	418	20,9
2e année	73	306	15,3
3e année	73	224	11,2
4e année	73	164	8,2
5e année = recrutement	73	120	6,0

Tableau 6
Table de survie de la Mouette tridactyle, basée sur une cohorte de 1000 couples nicheurs

Âge	% de la survie (pour les jeunes à l'envol = taux de succès de la reproduction)	Effectif dans la population	% de la population nicheuse
Adulte	83,5	2000	100
Jeunes à l'envol	58	1073	53,7
1ère année	79	848	42,4
2e année	79	670	33,5
3e année	79	529	26,5
4e année	79	418	20,0
5e année = recrutement	79	330	16,5

cupent des petits, et dont on connaît assez exactement le temps passé en mer.

Il semble donc que C_b constitue un facteur de conversion assez solide dans la mesure où les dates du cycle de reproduction de l'espèce en cause sont connues assez exactement. Cependant, si le calendrier de reproduction, ou la durée des différents stades de reproduction, est si mal connu que la proportion des nicheurs à un stade donné de leur cycle dans le mois n'est pas connu à l'intérieur d'une marge de 50 %, la valeur de C_b risque d'être passablement inexacte. Dans notre modèle, nous avons toutes les raisons de croire que nos connaissances du calendrier de la reproduction des espèces sont adéquates.

Résultats

Compte rendu par espèce—Territoires sud

Les données relatives aux suppositions, aux interpolations et aux calculs sont détaillées dans le compte rendu du Fou de Bassan; sauf avis contraire, les mêmes méthodes sont utilisées pour les autres espèces.

(i) Fou de Bassan (*Sula bassanus*)

(a) *Population nicheuse* : golfe, 45 550 oiseaux; Terre-Neuve, 19 960.

(b) *Table de suivie* : une cohorte de 1000 couples reproducteurs produit en moyenne 720 petits par année; ce taux de succès de la reproduction (72 %) à Terre-Neuve calculé par Montevecchi *et al.* (1984), correspond au taux dans l'Atlantique oriental (Nelson, 1978) mais est inférieur au taux de 81 % signalé à Terre-Neuve par Montevecchi et Porter (1980). Le taux serait bien inférieur à l'île Bonaventure au Québec (38 %; Poulin, 1969), vraisemblablement à cause de l'effet conjugué de la pollution chimique et des dérangements par les humains (Montevecchi et Tuck, sous presse; Montevecchi *et al.*, 1984).

La mortalité chez l'adulte est de 6 % par année en moyenne (Nelson, 1978). Si on suppose la population stable, la mortalité chez l'adulte est compensée par le recrutement qui, pour simplifier les calculs, est considérée comme se produisant à un âge seulement, soit celui auquel l'animal se reproduit normalement pour la première fois (l'âge modal du premier accouplement désigné AFB). Nelson (1978, tableau 18) le donne à l'âge de cinq ans, de sorte que 6 % de 2000 oiseaux = 120 sont requis dans la cohorte de cinq ans. Aucun chiffre de survie n'est disponible pour les âges de deux à cinq ans et les chiffres donnés pour la mortalité de la première année sont contradictoires : Nelson (1978) suppose 65 % dans son tableau 18 mais indique 54 % environ à partir des données de baguage au tableau 25. Moisan et Scherrer (1973) présentent des résultats de récupérations de bagues en provenance du golfe du Saint-Laurent qui indiqueraient une mortalité de première année de 42 %, taux utilisé ici. Lorsque nous appliquons ce taux aux 720 petits, on obtient comme résultat 418 oiseaux d'un an. Le nombre d'oiseaux de deux, trois et quatre ans est obtenu par interpolation entre ce chiffre et le nombre de recrues de cinq ans calculé, en supposant un taux de mortalité constant, par la formule suivante :

$$S = (F_b/N_1)^{1/x}$$

où S est le taux annuel de survie entre la première année et l'âge du premier accouplement, F_b est le nombre d'oiseaux à l'âge du premier accouplement (b ans), N_1 est le nombre d'oiseaux de permière année et $x = (b - 1)$.

On obtient un taux annuel de survie de 73 % entre deux et cinq ans et une population de jeunes totalisant 1112 oiseaux ou 56 % de la population nicheuse, répartie dans les diverses classes d'âge comme au tableau 5. On préfère cette méthode d'estimation de la mortalité des jeunes à l'utilisation directe des données de baguage qui sont biaisées de diverses façons, en particulier à cause de la vulnérabilité des jeunes oiseaux qui meurent souvent, directement ou indirectement, de la main de l'homme. Les captures d'oiseaux baguées ne sont donc utilisées qu'en dernier ressort pour calculer la mortalité, en particulier celle des oiseaux de première année.

(c) *Proportion d'oiseaux dans la région d'étude* : en juillet, environ 77 % des bagues d'oiseaux de l'année, environ 80 % des bagues d'oiseaux de deux ans et la totalité des bagues d'adultes récupérés le sont dans un rayon de 100 km de la colonie (Moisan et Scherrer, 1973). Si on suppose la même répartition pour les oiseaux de trois et de quatre ans que pour

les oiseaux de deux ans, la proportion des oiseaux présents dans la région d'étude en juillet serait :

pour les oiseaux d'un an : $x_1 \times p_1 = 0{,}21 \times 0{,}77 = 0{,}161$

pour les oiseaux de deux à quatre ans : $\sum_{i=2}^{4} (x_i \times p_i) = 0{,}347 \times 0{,}80 = \underline{0{,}278}$

soit $\sum_{i \neq b} (x_i \times p_i) = 0{,}439$

ou 44 % de la population nicheuse constituée de jeunes dans la région d'étude.

(d) *Temps passé en mer* : les adultes se relayent en moyenne après 7,5 h en juillet (Montevecchi et Porter, 1980) ce qui, dans une journée de 16 h indiquerait que chaque adulte passe environ la moitié de son temps en mer. Les présences des jeunes ne sont pas chiffrées, mais Nelson (1978) incline à penser que les oiseaux d'un an ne viennent jamais à terre et que les jeunes plus âgés passent de plus en plus de temps dans la colonie entre deux et cinq ans. On suppose que les oiseaux d'un an passent tout leur temps en mer et que les autres jeunes passent environ 75 % de leur temps en mer de sorte que $T_1 = 1{,}0$, $T_{2à4} = 0{,}75$, $T_b = 0{,}5$.

La « population dénombrable » peut donc être estimée comme suit, en considérant un taux d'éclosion de 80 % (Montevecchi *et al.*, 1984; *cf.* 85 % chez Montevecchi et Porter, 1980) :

$$CP = BP\,[HS \times T + \Sigma(x_i \times T_i \times p_i)]$$

$$CP = BP\,[\underbrace{(0.80 \times 0.5)}_{\text{nicheurs}} + \underbrace{0.162}_{1\text{ an}} + \underbrace{(0.278 \times 0.75)}_{2\text{ à }4\text{ ans}} + \underbrace{(0.20 \times 0.75)}_{\substack{\text{nicheurs} \\ \text{infructueux}}}] = 0.92\,BP$$

(ii) Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*)

(a) *Population nicheuse* : golfe, 82 580 oiseaux; Terre-Neuve, 123 260; Labrador, 100.

(b) *Table de suivie* : les mouettes de Terre-Neuve pondent en moyenne 1,85 œuf et le taux de succès de la reproduction (jeunes prenant l'envol par œuf pondu) est de 58 % (Maunder et Therlfall, 1972). Le taux de 80 %, donné par Nettleship *et al.* (1982) serait donc atypique et caractéristique d'une très petite colonie en expansion rapide. Le taux de survie est de 79 % durant la première année en Europe (Coulson et White, 1959); la mortalité chez l'adulte, de 16,5 % si on fait la moyenne des taux légèrement différents des deux sexes (Wooller et Coulson, 1977), et l'âge moyen du premier accouplement, cinq ans pour les deux sexes combinés (Wooller et Coulson, 1977; Salomonsen, 1967). Si on suppose un taux de survie constant entre la fin de la première année et le début de la cinquième et si on part de la proportion calculée d'oiseaux d'un an, le taux de survie moyen des jeunes serait de 79 %, c.-à-d. égal au taux de survie des oiseaux de première année. La proportion de la population de chaque âge d'un à quatre ans s'établirait donc à 42, 34, 27 et 20 % (tableau 6).

(c) *Proportion des oiseaux dans le territoire d'étude* : un grand nombre de mouettes ont été baguées dans le nord-ouest du Groenland et les récupérations de bagues (Salomonsen, 1967) indiquent qu'en juillet, à peu près aucun oiseau d'un an se trouve dans un rayon de 100 km de sa colonie, alors que presque tous les oiseaux plus âgés s'y trouvent. On suppose donc que toute la population de mouettes, à l'exception des oiseaux d'un an, se trouve dans un rayon de 100 km de la colonie en juillet. Le nombre de non-nicheurs présents peut donc être calculé directement en faisant la somme des oiseaux de deux, de trois et de quatre ans, soit 81 % de la population nicheuse.

(d) *Temps passé en mer* : les adultes qui nourrissent les jeunes en duvet passent environ 82 % des heures de la journée en mer dans les Pribilof (Hunt *et al.*, 1982) et 56 % de la journée en mer dans la mer du Nord (Hodges, 1974, d'après J. Porter, commun. pers.). Les données des Pribilof proviennent d'une très grande colonie, celle de la mer du Nord d'une petite, c'est pourquoi nous utilisons ici la moyenne des deux pourcentages (69 %). On suppose que les oiseaux de quatre ans passent la même portion du temps en mer que les adultes et nous avons utilisé 90 % pour les oiseaux de deux et trois ans.

Si on utilise un taux d'éclosion de 73 % (Maunder et Threlfall, 1972) la « population dénombrable » serait:

$$CP = BP\,[\underbrace{(0.69 \times 0.73)}_{\text{nicheurs}} + \underbrace{(0.21 \times 0.69)}_{4\text{ ans}} + \underbrace{(0.60 \times 0.90)}_{\substack{2\text{ et }3 \\ \text{ans}}} + \underbrace{(0.27 \times 0.69)}_{\substack{\text{nicheurs} \\ \text{infructueux}}}]$$

$$= 1.38\,BP$$

(iii) Marmette commune (*Uria aalge*)

(a) *Population nicheuse* : golfe, 46 240 oiseaux; Terre-Neuve, 977 160; Labrador, 112 300.

(b) *Table de survie* : le taux de succès des couvées d'un oiseau s'établit en moyenne à 76 % à Terre-Neuve (McLagan et Piatt, 1982); Birkhead et Nettleship, 1982). Le taux de survie à la fin de la première année est de 38 % si on se fie aux récupérations de bagues à Helgoland (Mead, 1974) et au Canada (A. J. Gaston et D. Noble, inédit); ce taux est vraisemblablement trop faible mais on ne sait pas exactement de combien. Nous avons adopté par prudence un taux de 40 % dans cette étude, avant tout pour adoucir le saut considérable requis entre le taux de survie de la première année et celui de l'adulte. L'âge moyen du premier accouplement est cinq ans (Birkhead et Hudson, 1977). Le taux de survie chez l'adulte est estimé à 87 % à Helgoland (Mead, 1974) et à 88 % dans l'est du Canada (Gaston et Noble, inédit) à partir des seuls récupérations de bagues, à 91,5 % à partir des observations répétées dans l'île Skomer (Birkhead et Hudson, 1977), à 93,5 % à partir des récupérations de bagues sélectionnés de façon à minimiser les divers biais inhérents à la méthode, en Grande-Bretagne (Mead, 1974) et à 94 % à partir de changements dans la composition des couples comprenant un oiseau bridé, au Labrador (T. B. Birkhead, commun. pers.). Comme la plupart des sources sous-estiment le taux de survie chez l'adulte, nous utilisons l'évaluation la plus élevée (94 %). En

Tableau 7
Table de survie de la Marmette commune, basée sur une cohorte de 1000 couples nicheurs

Âge	% de la survie (pour les jeunes à l'envol = taux de succès de la reproduction)	Effectif dans la population	% de la population nicheuse
Adulte	94	2000	100
Jeunes à l'envol	76	760	38,0
1ère année	40	304	15,2
2e année	79	240	12,0
3e année	79	190	9,5
4e année	79	150	7,5
5e année = recrutement	79	120	6,0

interpolant, comme ailleurs, entre le taux de survie de la première année et celui de l'adulte, on obtient un taux annuel moyen de 79 % entre un an et quatre ans. Ce taux correspond assez bien aux 77 % établis à partir de récupérations d'oiseaux bagués à Helgoland (Mead, 1974) et âgés de deux et trois ans. La table de survie (tableau 7) donne une estimation légèrement plus faible du taux de survie jusqu'à l'âge du premier accouplement (16 %) que les 20 % suggérés par Birkhead et Hudson (1977).

(c) *Proportion des oiseaux dans la région d'étude* : les captures d'oiseaux bagués d'âge connu en juillet donnent à penser que 60 % des jeunes environ se trouvent dans un rayon de 100 km de la colonie (Mead, 1974).

(d) *Temps passé en mer* : Birkhead (1978) a trouvé que les couples au stade de la couvaison étaient présents ensemble dans la colonie pendant 30 % des heures du jour en moyenne, tandis que les couples rendus au stade de l'élevage l'étaient environ 20 % (estimé à partir de Birkhead, 1978, figure 6). Chaque adulte passait donc en moyenne la moitié de 70 % soit 35 % du temps en mer durant la période de couvaison et 40 % du temps au stade de l'élevage du petit. On suppose ici que les jeunes de trois et quatre ans passent également 35 % de leur temps en mer en juillet et que les oiseaux d'un an passent tout leur temps en mer puisqu'on ne les voit pas dans la colonie. Birkhead (1978) n'a vu, dans l'île Skomer, que 20 % du nombre de jeunes de deux ans qui apparait dans la table de survie; on considère ici que ces oiseaux passent 80 % de leur temps en mer.

À partir des chiffres qui précèdent et d'un taux d'éclosion de 89 % (Birkhead et Nettleship, 1982), on arrive à l'estimation suivante de la « population dénombrable » :

$$CP = BP[(0{,}89 \times 0{,}38) + (0{,}60) + (0{,}60 \times 0{,}12 \times 0{,}80) + (0{,}17 \times 0{,}60 \times 0{,}35) + (0{,}11 \times 0{,}35)] = 0{,}56\ BP$$

(nicheurs ; 1 an ; 2 ans ; 3 et 4 ans ; nicheurs infructueux)

(iv) Marmette de Brunnich (*Uria lomvia*)

(a) *Population nicheuse* : golfe, 1400 oiseaux; Terre-Neuve, 3700; Labrador, 18 740.

(b) *Table de survie*, (c) *Proportion des oiseaux dans la région d'étude* : comme il n'y a pas de données locales, nous supposons que les taux sont à peu près ceux de la Marmette commune. La population nicheuse du Groenland occidental affiche probablement le même comportement que les oiseaux du sud du Canada, puisque les deux territoires font partie du Bas-Arctique; Kampp (1982) y a estimé le taux de survie à 90 % chez l'adulte (on sait que ce taux est sous-estimé) et un taux de survie de 18 % jusqu'à cinq ans, âge du premier accouplement (Kampp a mentionné 20 % dans la résumé de son œuvrage), à comparer aux taux utilisés ici pour la Marmette commune, 94 % et 16 %.

(d) *Temps passé en mer* : Gaston (1985) a donné des chiffres pour le temps passé en mer par les nicheurs et les non-nicheurs à l'île Digges et à l'île du Prince-Léopold. Nous avons utilisé les chiffres concernant l'île Digges dont la colonie est plus proche de celle envisagée ici. En juillet, il y a environ 4 h d'obscurité à l'île Digges, chaque parent passant deux de ces heures dans la colonie. Des 20 h restantes, à la lumière du jour, les parents passent 10 h dans la colonie et 10 h en mer. Les non-nicheurs passent en moyenne 6,3 h dans la colonie en juillet, de jour seulement, et passent donc 68 % des heures du jour en mer. On suppose que les oiseaux d'un an passent tout leur temps en mer.

Le taux d'éclosion s'établit en moyenne à 68 % au Labrador (Birkhead et Nettleship, 1982), de sorte que :

$$CP = BP[(0{,}50 \times 0{,}68) + (0{,}6 \times 0{,}29 \times 0{,}68) + (0{,}6 \times 0{,}15) + (0{,}32 \times 0{,}68)] = 0{,}77\ BP$$

(nicheurs ; 2 à 4 ans ; 1 an ; nicheurs infructueux)

(v) Gode (*Alca torda*)

(a) *Population nicheuse* : golfe, 6740 oiseaux (Chapdelaine et Laporte, 1982); Terre-Neuve, 1480; Labrador, 38 584.

(b) *Table de survie* : les couples pondent un œuf et le taux de succès de la reproduction s'établit en moyenne à 67 % dans le golfe du Saint-Laurent (Bédard, 1969). Le taux de survie à un an calculé à partir des récupérations de bagues, est de 49 % dans l'est du Canada (Bédard, 1969) ce qui concorde assez bien avec le taux de 45 % obtenu en Grande-Bretagne à partir des récupérations de bagues (Lloyd, 1974). Le taux de survie de l'adulte s'établit entre 90 et 92 % à l'île Skokholm en Europe, à partir de l'observation répétée des nicheurs (Lloyd et Perrins, 1977); on utilise ici le taux le plus élevé. L'âge modal du premier accouplement est cinq ans en Grande-Bretagne (Lloyd et Perrins, 1977). Le taux annuel moyen de survie est interpolé à 83,5 % entre un an et cinq ans (tableau 8).

(c) *Proportion des oiseaux dans la région d'étude* : les recaptures faites en Grande-Bretagne entre mai et juillet indiquent que 20 % des oiseaux d'un an se trouvent en-deçà de

Tableau 8
Table de survie du Gode, basée sur une cohorte de 1000 couples nicheurs

Âge	% de la survie (pour les jeunes à l'envol = taux de succès de la population)	Effectif dans la population	% de la population nicheuse
Adulte	92	2000	100
Jeunes à l'envol	67	670	33,5
1ère année	49	328	16,4
2e année	83,5	274	13,7
3e année	83,5	229	11,5
4e année	83,5	191	9,6
5e année = recrutement	83,5	160	8,0

Tableau 9
Table de survie du Macareux moine, basée sur une cohorte de 1000 couples nicheurs

Âge	% de survie (pour les jeunes à l'envol = taux de succès de la reproduction)	Effectif dans la population	% de la population nicheuse
Adulte	96	2000	100
Jeunes à l'envol	71	710	35,5
1ère année	35	249	12,8
2e année	75	187	9,4
3e année	75	140	7,0
4e année	75	106	5,3
5e année = recrutement	75	80	4,0

200 km de la colonie (Mead, 1974). Par interpolation, on estime que 10 % de ceux-ci se trouvent à moins de 100 km de la colonie. Les adultes et les jeunes de plus d'un an présentent le même mode de distribution; on suppose donc que tous les oiseaux âgés de plus d'un an se trouvent dans un rayon de 100 km de la terre ferme en juillet.

(d) *Temps passé en mer* : Lloyd (1982) a trouvé que les Godes reproducteurs passent entre 20 et 34 % de leur temps dans l'île Great Saltee et 37 % dans l'île Skokholm losqu'ils ne sont pas en train d'exercer leurs fonctions parentales; ces taux sont assez proches de ceux présentés plus haut pour la Marmette commune; on n'a aucune autre donnée sur l'emploi du temps, que l'on suppose être le même que celui de la Marmette commune.

Le taux d'éclosion tourne autour de 76 % dans le golfe (Bédard, 1969), 70 % en Norvège (Barrett, 1984) et 64 % sur l'île Skokholm au Pays de Galles (Lloyd, 1977); on utilise ici la moyenne de 70 %.

La « population dénombrable » est donc :

$$CP = BP\,[(0{,}35 \times 0{,}70)_{\text{nicheurs}} + (0{,}10)_{\text{1 an}} + (0{,}13 \times 0{,}80)_{\text{2 ans}} + (0{,}21 \times 0{,}35)_{\text{3 et 4 ans}} + (0{,}30 \times 0{,}35)_{\text{nicheurs infructueux}}] = 0{,}63\ BP$$

(vi) Macareux moine (*Fratercula arctica*)

(a) *Population nicheuse* : golfe, 14 740; Terre-Neuve, 495 000; Labrador, 153 460.

(b) *Table de survie* : le taux de succès de la reproduction à Terre-Neuve (33 % selon Nettleship, 1972*a*) est sensiblement inférieur au taux de succès mesuré ailleurs, comme par exemple 64 % dans l'île Skomer (Ashcroft, 1979), 87 % et 93 % aux îles Funk et Small à Terre-Neuve (Nettelship, 1972*a*), 80 % à l'île de May en Écosse (Harris, 1983) et 77 % à l'île St-Kilda (Harris, 1980). À partir de l'ensemble des études, nous utilisons ici une moyenne de 71 %.

Le taux de survie à la première année, calculé à partir des récupérations de bagues, s'établit à 35 % en Grande-Bretagne (Mead, 1974). La même source place le taux de survie de l'adulte à 95,5 %, correspondant bien au 96 % enregistré à partir des réobservations par Harris (1983) en Écosse et au 95 % d'Ashcroft (1979) au Pays de Galles. On donne généralement cinq ans comme l'âge du premier accouplement (p. ex. : Ashcroft, 1979; Harris, 1981; 1983); cet âge est utilisé ici, bien que les données de Harris donnent à penser que l'âge modal du premier accouplement pourrait être plus près de six ans; 26 oiseaux de son échantillon de 54 se sont reproduits pour la première fois à sept ans ou à un âge plus avancé. Le taux annuel moyen de survie interpolé, entre un et cinq ans, est de 75 % (tableau 9).

La table de survie appelle des commentaires. Elle est basée sur les données canadiennes disponibles et suppose une population stable. Il est plus vraisemblable que les effectifs du macareux soient en déclin comme Nettleship (1980, 1985) l'a prétendu. Ce déclin peut être dû au faible taux de reproduction (surtout si le taux susmentionné obtenu par Nettleship, 1972*a*, à Terre-Neuve était représentatif des populations canadiennes), ou au faible taux de survie des jeunes, ou encore à une mortalité plus élevée chez l'adulte que celle considérée ici (et tirée des chiffres britanniques). Sans savoir à quel moment du cycle de vie la mortalité est excessive, on ne peut ajuster la table de survie pour refléter le déclin apparemment rapide des effectifs.

On peut établir d'autres tables de survie à partir de taux différents de succès de la reproduction. Les études les plus récentes et les plus détaillées sont celles de Harris (1980, 1983) en Écosse où le taux est en moyenne près du double du taux à Terre-Neuve. Le taux, appliqué au tableau 9, implique que l'effectif augmente, ce qui est vrai dans de nombreuses colonies britanniques mais non au Canada où l'effectif est au mieux stable mais plus probablement en diminution (Nettleship, 1980; 1985). Par ailleurs, si on considère le recrutement constant au taux de remplacement, avec un taux de succès de la reproduction de 80 %, on obtient un taux de survie de 73 % de deux à quatre ans, ce qui est sensiblement plus faible que le taux donné au tableau 9.

Il est important de noter que le taux de succès présenté dans la littérature correspond au nombre de jeunes qui prennent leur envol par couple ayant pondu un œuf; dans certaines colonies britanniques, de 20 à 30 % des couples « nicheurs »

occupent des terriers sans avoir pondu. Au Canada, les macareux sont recensés par « terriers occupés », mais ce dénombrement comprend les terriers dans lesquels aucune ponte n'a lieu (Nettleship, 1972*b*). C'est pourquoi ces chiffres de taux de succès, bien que faibles, peuvent donner lieu à une surestimation considérable du rendement reproducteur d'une population dénombrée par cette méthode. Les chercheurs qui étudient la reproduction du macareux ont tendance à contrer ce biais en comptant des pertes et donc en sous-estimant le succès de la reproduction dans les colonies non perturbées. Cet état de fait a été mentionné par Pierotti (1983) ainsi que Birkhead et Nettleship (1982), bien que Harris (1980, 1983) croit que les méthodes utilisées dans de telles recherches (dont celles utilisées dans la publication de 1972*a* de Nettleship, à laquelle Pierotti se référait en particulier) ne diminuent pas de beaucoup le taux de succès chez le macareux.

(c) *Proportion des oiseaux dans la région d'étude* : les oiseaux d'un an viennent rarement à terre; Mead (1974) mentionne un oiseau bagué d'un an retrouvé à 70 km de sa colonie natale. On considère ici que 25 % des oiseaux d'un an passent le mois de juillet à moins de 100 km des côtes. Peu d'oiseaux de deux ans viennent à terre, même s'ils le font plus que les oiseaux d'un an, mais toutes les récupérations de bagues d'oiseaux de deux ans en provenance de l'est de l'Amérique du Nord proviennent de la colonie natale (SCF, rapport inédit, Ottawa). On suppose que 75 % des oiseaux de deux ans et que la totalité des oiseaux de trois et quatre ans se trouvent dans un rayon de 100 km de la colonie en juillet. Ashcroft (1979) a trouvé que 20 % des macareux adultes d'une colonie du Pays de Galles ne pouvaient nicher à cause de la concurrence des lapins et des Puffins des Anglais (*Puffinus puffinus*) et qu'un 2 % supplémentaire se trouvait loin de la colonie chaque année; ces observations ne s'appliquent pas aux colonies canadiennes.

(d) *Temps passé en mer* : on ne connaît pas l'emploi du temps de cette espèce. L'oisillon unique ne fait pas l'objet d'attention (comme, par exemple, chez les marmettes et le Gode); il semble donc raisonnable de supposer qu'en juillet, chaque adulte passe environ 75 % de son temps en mer. On considère que les oiseaux d'un an passent 100 % de leur temps en mer. Quelques oiseaux de deux ans viennent à terre; on considère ici qu'ils passent 90 % de leur temps en mer. On suppose que les oiseaux de trois et quatre ans passent en mer la même proportion de leur temps que les adultes.

Harris (1984) donne un taux d'éclosion moyen de 77 %; on utilise ce taux ici.

La « population dénombrable » est donc :

$$CP = BP[(0{,}75 \times 0{,}77) + (0{,}13 \times 0{,}25) + (0{,}09 \times 0{,}75 \times 0{,}9) + (0{,}12 \times 0{,}75) + (0{,}23 \times 0{,}75)] = 0{,}93\ BP$$

(nicheurs ; 1 an ; 2 ans ; 3 et 4 ans ; nicheurs infructueux)

Comptes rendus des espèces—territoire nord

(i) Fulmar boréal (*Fulmarus glacialis*)

(a) *Population nicheuse* : cette espèce niche couramment dans l'Arctique canadien, mais rarement dans les Maritimes (Nettleship et Montgomerie, 1974). La population nicheuse du territoire du détroit de Lancaster (figure 2) est de 344 000 oiseaux, auxquels il faut ajouter 6000 oiseaux dans l'île Coburg, dont le quart environ se nourrit probablement dans le territoire d'étude en août; la BP totale serait donc de 345 000 oiseaux pour les fins de cette étude.

(b) *Table de survie* : à l'exception des données de Salomonsen (1967, voir plus bas), les seules données quantitatives dont on dispose proviennent d'une colonie en expansion en Écosse (Dunnet *et al.*, 1979). Si on en extrait l'âge du premier accouplement (neuf ans) et le taux annuel de survie des nicheurs (97 %) et des non-nicheurs (91 %) qu'on applique au rendement reproducteur de 47 % au Canada (Linton et Nettleship, 1977), on obtient une table de survie dans laquelle le surplus des recrues équivaut à 268 % de l'effectif requis pour le maintien d'une population stable. Comme la population canadienne est probablement stable, et ne montre certainement aucun indice d'une telle augmentation selon la table des populations de l'est (Nettleship, 1980), on ne peut appliquer globalement les taux de Dunnet *et al.* aux populations canadiennes. Comme dans le cas du macareux, il est difficile d'ajuster les données pour obtenir une table de survie plus conforme aux populations canadiennes, parce qu'il existe plusieurs méthodes d'ajustement et que nous ne disposons d'aucune donnée canadienne pour nous guider dans la méthode retenue.

La caractéristique des données de Dunnet *et al.* qui s'applique sans doute le moins dans l'Arctique canadien est le taux élevé de survie des jeunes. L'âge du premier accouplement est probablement surestimé, même pour la population d'Écosse (Dunnet *et al.*, 1979). Une faible diminution du taux de survie chez l'adulte peut également influer de façon marquée sur le reste de la table de survie. En conséquence, on propose les changements suivants pour la population de l'Arctique canadien :

(i) premier accouplement à huit ans plutôt qu'à neuf;
(ii) taux de survie de l'adulte de 95 % plutôt que 97 %;
(iii) à partir de ces deux changements, le taux de survie annuel moyen des jeunes est interpolé entre le nombre de jeunes à l'envol et le nombre de recrues de huit ans requis pour une population stable (voir le Fou de Bassan).

Le taux de survie des jeunes s'établit alors à 82,4 %, plutôt qu'à 91 % dans le cas de la population d'Écosse. La table de survie obtenue apparaît au tableau 10.

Salmonsen (1967) présente sous forme graphique la distribution en fonction de l'âge des oiseaux bagués capturés au large du Groenland, distribution qui diffère beaucoup de notre tableau 10. Parmi les raisons possibles de cette différence, mentionnons une production plus élevée de petits probable dans les colonies du Bas-Arctique du Groenland occidental par rapport au Haut-Arctique canadien, ou des distorsions causées peut-être par l'action prédatrice des fulmars au Groenland.

(c) *Proportion des oiseaux dans la région d'étude* : Salomonsen (1967) pour le Groenland et Macdonald (1977) pour la

Tableau 10
Table de survie du Fulmar boréal, basée sur une cohorte de 1000 couples nicheurs

Âge	% de survie (pour les jeunes à l'envol = taux de succès de la population)	Effectif dans la population	% de la population nicheuse
Adulte	95	2000	100
Jeunes à l'envol	47	470	23,5
1ère année	82,4	387	19,4
2e année	82,4	319	16,0
3e année	82,4	263	13,2
4e année	82,4	217	10,9
5e année	82,4	179	9,0
6e année	82,4	147	7,4
7e année	82,4	121	6,1
8e année = recrutement	82,4	100	5,0

Grande-Bretagne croient que la plupart des oiseaux de plus de quatre ans, et une bonne partie de ceux de trois ans, viennent régulièrement dans la colonie durant la saison de reproduction. Selon la table de survie du tableau 10, les oiseaux qui ont entre trois et sept ans correspondent à 47 % environ de la population nicheuse. Linton et Nettleship (1977) ont trouvé que les non-nicheurs de la colonie de l'île du Prince-Léopold, dans le détroit de Lancaster, représentaient environ 61 % de la population nicheuse. Les jeunes d'un an et de deux ans correspondraient à un autre 35 %. Les bagues récupérées dans la baie de Disko du nord-ouest du Groenland (Salomensen, 1967) donnent à penser que les oiseaux d'un an et de deux ans comptent pour environ 13 % de la population en été; selon la même source, ces oiseaux avaient été bagués ailleurs et les oiseaux d'un an et de deux ans ne se tiennent pas à proximité des colonies. Toutefois, s'ils se rendaient à terre dans la même proportion de leur effectif qu'à la baie de Disko, ils augmenteraient la proportion des non-nicheurs à un niveau très voisin de celui enregistré dans le détroit de Lancaster (Linton et Nettleship, 1977). Ainsi, contrairement à ce qu'écrit Salomonsen, il y aurait une proportion négligeable de non-nicheurs présents à l'intérieur de l'aire d'alimentation de la colonie, qui ne se rendraient à terre dans celle-ci. Nous utilisons donc un taux de 61 % de non-nicheurs dans la population nicheuse, en nous basant sur les données recueillies par Linton et Nettleship (1977) dans le détroit de Lancaster, tout en faisant remarquer que cela ne correspond pas à la table de survie calculée.

On sait que le Fulmar boréal peut se nourrir dans un territoire étendu durant la période de reproduction, mais les spécialistes ne s'entendent pas du tout sur le rayon de ce territoire. Dunnet et Ollason (1982) font état des recaptures de reproducteurs, dans la saison de nidification, à 232 km en moyenne de la colonie; l'échantillon pourrait donner lieu à deux moyennes distinctes (n = 3 chacun) lors de la couvaison (296 km), et lors de l'élevage des jeunes (176 km). Par contre, Furness (1983) et Furness et Todd (1984) utilisent des rayons d'alimentation très différents; citant mal la référence précédente, ils prétendent qu'elle n'indique rien de précis sur l'aire d'alimentation des nicheurs et calculent une aire d'alimentation d'un rayon potentiel de 120 km pour une absence de 6 h. Furness (1983) base ses chiffres sur l'observation d'oiseaux marqués à la couleur, pas nécessairement en train de s'alimenter (ce qu'il ne mentionne pas), à l'époque où les jeunes en duvet sont nourris constamment mais peu à la fois. Vingt et un parents ayant des œufs ou des jeunes en duvet ont été marqués; plusieurs œufs ont été perdus avant que l'étude ne soit terminée. Sur 10 observations effectuées en juillet et en août, la plus éloignée a été faite à 120 km, la distance médiane étant 35 km; neuf oiseaux n'ont pas réussi à élever leurs petits et toutes les observations sauf une pourraient en principe avoir porté sur ces oiseaux. Les oiseaux étudiés par Furness faisaient des voyages d'alimentation beaucoup moins loin que ceux de l'île du Prince-Léopold, qui vont vraisemblablement se nourrir au moins aussi loin que ceux de Dunnet et Ollason (1982). Furness et Tood (1984) ont trouvé que l'alimentation des fulmars nichant dans l'île Foula et dans l'île St-Kilda était très différente, ce qui donne à penser qu'il y avait très peu de chevauchement dans les aires d'alimentation des deux colonies et donc, puisque les îles sont éloignées de 445 km, que les aires d'alimentation avaient des rayons inférieurs à 220 km. Les limites choisies pour le territoire d'étude du détroit de Lancaster se trouvent à 250 km environ de la colonie de fulmars la plus proche, si on excepte la petite qui se trouve dans l'île Coburg, à moins de 50 km à l'intérieur des limites du territoire. On suppose ici que 25 % seulement des oiseaux de cette colonie s'alimentent dans le territoire d'étude. En outre, les rares oiseaux en provenance des autres colonies du détroit qui pourraient s'alimenter à l'extérieur du territoire d'étude sont probablement compensés par d'autres qui proviennent des colonies situées dans le nord-ouest du Groenland et le nord-est de la terre de Baffin.

(d) *Temps passé en mer* : en moyenne, les nicheurs passent 8 h de la journée en mer au moment de l'élevage du jeune (première semaine d'août), et 96 % de leurs journées en mer pendant le reste du mois (Linton et Nettleship, 1977); les nicheurs passent donc en moyenne 81 % de leurs journées en mer durant le mois d'août dans le détroit de Lancaster. Les données de cette source donnent à penser que les non-nicheurs qui fréquentent la colonie ont le même emploi du temps que les nicheurs; on ne peut supposer toutefois que les non-nicheurs qui fréquentent un site particulier sont toujours les mêmes, comme dans le cas d'un parent qui veille sur son petit, de sorte que les données sur les non-nicheurs, relatives à la fois à leur nombre et à leur emploi du temps, sont moins fiables que les données relatives aux nicheurs.

La « population dénombrable » est donc calculée en tenant compte d'une proportion de non-nicheurs de 0,61 BP, un taux d'éclosion de 62 % (Linton et Nettleship, 1977) et en supposant que tous les oiseaux de la BP de 1,61 se trouvent dans le territoire et passent 80 % de leur temps en mer. À partir de ces chiffres,

$$CP = BP\,[(0.62 \times 0.81) + (0.61 \times 0.81) + (0.38 \times 0.81)] = 1.3\ BP$$

(nicheurs ; non-nicheurs ; nicheurs infructueux)

(ii) Mouette tridactyle (*Rissa tridactyla*)

(a) *Population nicheuse* : détroit de Lancaster, 207 500 oiseaux (en supposant que 75 % de l'effectif des colonies de l'île Coburg et de l'île Baillie-Hamilton se nourrissent dans le territoire d'étude).

(b) *Table de survie* : la couvée moyenne est de 1,7 dans le détroit de Lancaster, le taux d'éclosion de 80 % et le taux d'envol de 57 % (Nettleship et Birkhead, ND).

(c) *Temps passé en mer* : 82 % pour les nicheurs (chiffres tirés de Hunt *et al.*, 1982, pour les Pribilof) et les oiseaux de quatre ans; même taux que dans le sud pour les autres âges.

« La population dénombrable » est donc :

$$CP = BP\,[(0{,}82 \times 0{,}80) + (0{,}20 \times 0{,}82) + (0{,}60 \times 0{,}90) + (0{,}20 \times 0{,}82)]$$

(nicheurs ; 4 ans ; 2 et 3 ans ; nicheurs infructueux)

$$= 1{,}52\ BP$$

(iii) Marmette de Brünnich (*Uria lomvia*)

(a) *Population nicheuse* : 740 000 oiseaux.

(b) *Table de survie*, (c) *Proportion des oiseaux dans le territoire d'étude* : on suppose les mêmes chiffres que dans les territoires sud, sauf dans le cas des effectifs des jeunes de deux à quatre ans. On considère qu'ils représentent 19 % de BP à partir des dénombrements des non-nicheurs qui fréquentent la colonie (Gaston et Nettleship, 1981) plutôt que les 17 % de BP indiqués par la table de survie de la Marmette commune (29 % de BP d'oiseaux de deux à quatre ans, dont 60 % seraient dans le territoire d'étude). Les captures d'oiseaux bagués dans l'Arctique canadien indiquent que très peu d'oiseaux d'un ou deux ans se trouvent à proximité de la colonie en juillet, et qu'il n'y en a peut-être pas du tout (A.J. Gaston, commun. pers.).

(d) *Temps passé en mer* : les chiffres de Gaston (1985) pour l'île du Prince-Léopold indiqueraient que les nicheurs passent 55 % de leur temps en mer et les non-nicheurs, 47 %.

Si on utilise le taux d'éclosion de Gaston et Nettleship (1981) à l'île du Prince-Léopold, soit 79 %, la « population dénombrable » serait :

$$CP = BP\,[(0{,}50 \times 0{,}79) + (0{,}19 \times 0{,}47) + (0{,}15) + (0{,}21 \times 0{,}47)] = 0{,}73\ BP$$

(nicheurs ; 2 à 4 ans ; 1 an ; nicheurs infructueux)

Facteurs de conversion

(i) Espèces nicheuses

Le tableau 11 montre les densités calculées en mer pour chaque espèce dans chaque territoire d'étude, de même que le nombre moyen d'oiseaux vus par kilomètre linéaire lors du dénombrement du PIROP en juillet, ainsi qu'un facteur de conversion C obtenu en divisant la densité moyenne par l'indice du PIROP. Les deux espèces de marmettes (*Uria*) sont si difficiles à distinguer en mer que dans les territoires sud, où les deux espèces se rencontrent, on les regroupe souvent sous la mention « marmettes spp. » sur les fiches de dénombrement. Les échantillons de chacune des espèces sont inadéquats pour les marmettes, de sorte que les chiffres correspondant à « marmettes spp. » ont été utilisés ici avec les données relatives à la reproduction de la Marmette commune (beaucoup plus nombreuse que l'autre espèce ici). Les deux espèces ont vraisemblablement un facteur de conversion assez semblable, puisque celui-ci dépend surtout de la visibilité et du comportement en mer, très voisins chez les deux espèces. Les deux valeurs de C pour le Fou de Bassan diffèrent par plus qu'un facteur de 10. Nous n'avions pas le choix d'utiliser les moyennes des deux chiffres (1,27) et d'accepter à regret les marges d'erreur considérables que cela entraîne.

Les deux facteurs C calculés pour la Mouette tridactyle du sud sont très semblables. Celle concernant l'espèce dans le détroit de Lancaster est beaucoup plus élevée, apparemment parce que les mouettes sont très concentrées trop près des côtes pour pouvoir faire l'objet d'un échantillonnage à partir des navires. Nettleship et Gaston (1978) ont trouvé que 21 % seulement des mouettes du détroit de Lancaster se trouvaient en août à plus de 4 km de côte. Si on applique ce facteur de correction au C pour le détroit de Lancaster, on obtient une estimation révisée de $5{,}05 \times 0{,}21 = 1{,}06$, soit à peu près la même valeur que pour le sud. Il s'agit d'un C inférieur à celui du Fou de Bassan, ce qui semble à première vue anormal puisque l'espèce est beaucoup plus grosse, mais les jeunes fous sont beaucoup plus foncés et donc beaucoup moins visibles que les jeunes mouettes.

La valeur unique de C obtenue pour le Fulmar boréal dans le détroit de Lancaster est un peu élevée par rapport à ce qu'on aurait pu s'attendre à partir des valeurs obtenues pour les fous et pour les mouettes. Nettleship et Gaston (1978) ont trouvé lors de dénombrements aériens dans l'ouest du détroit de Lancaster en août, que plus de 40 % des fulmars se trouvaient à moins de 4 km du littoral, défini dans leur document comme la zone côtière. Si on applique une « correction côtière » dans ce cas-ci comme dans celui de la Mouette tridactyle, on abaisse la valeur de C à 1,02.

Ces facteurs de conversion des « marmettes spp. » sont semblables à ceux des macareux, malgré le fait que les marmettes soient plus grosses que les macareux (longueur de l'aile supérieure de 23 % en utilisant les données biométriques de Birkhead et Nettleship, 1982) et présumément plus visibles. Les valeurs de C du Gode sont également très variables mais sont calculées à partir de densités beaucoup plus faibles que chez les autres alcidés. La valeur de C pour la Marmette de Brünnich est anormalement basse dans le détroit de Lancaster, ce qui fait croire que notre valeur calculée de D sous-estime la densité réelle des oiseaux. La densité attendue est beaucoup plus élevée que pour toute autre espèce à l'exception du fulmar dans le détroit de Lancaster (voir ci-après). La faiblesse du C est peut-être due en partie à la rareté des échantillons du PIROP en provenance du détroit de Lancaster et en partie au fait, évident chez les marmettes et les macareux, que C est souvent plus faible à fortes densités. Si on applique une « correction côtière » comme dans le cas des fulmars et des mouettes, en considérant que 30 % des oiseaux se trouvent en zone côtière lors des dénombrements aériens (Nettleship et Gaston, 1978), la valeur de C diminue encore étant donné que l'anomalie est ici le fait des dénombrements du PIROP très élevés plutôt que des fortes densités attendues.

Tableau 11
Population nicheuse et dénombrable, densité en mer calculée, dénombrement du PIROP et facteurs de conversion pour les oiseaux pélagiques dans les quatre territoires d'étude

Espèces	Région	BP	CP	D	PIROP $\bar{x}$	PIROP ET	C
Fulmar boréal	Détroit de Lancaster	344 000	577 280	8,345	4,923	0,705	1,695
	Détroit de Lancaster (Correction côtière)†			5,007			1,020
Fou de Bassan	Golfe	45 550	41 906	0,186	0,073	0,016	2,372
	Est de T.-N.	19 960	16 343	0,089	0,514	0,195	0,172
	Labrador	0	0	—	0,047	0,012	—
Mouette tridactyle	Golfe	82 580	167 377	0,743	0,707	0,106	1,051
	Est de T.-N.	123 260	168 866	0,915	0,880	0,327	1,041
	Labrador*	100	—	—	0,520	0,119	—
	Détroit de Lancaster	207 500	315 400	4,723	0,935	0,117	5,050
	Détroit de Lancaster (Correction côtière)†			0,992			1,060
Gode	Golfe	6 750	3 718	0,017	0,040	0,034	0,413
	Est de T.-N.	1 480	814	0,004	0,018	0,007	0,550
	Labrador	38 584	21 221	0,201	0,067	0,019	2,678
Marmette de Brünnich	Détroit de Lancaster	740 000	614 200	9,197	10,597	1,382	0,868
	Détroit de Lancaster (Correction côtière)†			6,438			0,558
	Détroit d'Hudson	1 650 000	1 204 500	4,208	3,224		1,305
Marmette spp.	Golfe	47 640	35 249	0,112	0,035	0,013	3,397
	Est de T.-N.	980 860	519 856	2,818	1,294	0,292	2,179
	Labrador	131 044	69 453	0,657	0,347	0,092	1,896
Macareux moine	Golfe	14 740	13 747	0,061	0,017	0,007	3,211
	Est de T.-N.	495 000	470 250	2,549	1,493	0,215	1,707
	Labrador	153 460	145 787	1,380	0,708	0,345	1,949

* De nombreuses mouettes non nicheuses du Groenland visitent les eaux du Labrador en juillet.
† Voir le texte pour explication.
Note : Golfe = Golfe du Saint-Laurent; BP = population nicheuse (n^{bre} d'oiseaux); CP = population dénombrable; D = densité calculée (oiseaux/km^2); PIROP = n^{bre} moyen d'oiseaux/km linéaire durant les quarts du PIROP de 10 min; C = facteur de conversion (D/PIROP). Voir le texte pour plus de détails.

Nous ne pouvons expliquer de façon satisfaisante ce résultat anormal.

Les valeurs de C pour des densités d'alcidés prévues inférieures à 0,5/km^2 sont particulièrement variables et, étant donné la petitesse des échantillons, elles ont été omises. La moyenne des C pour tous les alcidés, correspondant à des densités prévues d'au moins 0,5/km^2 est de 1,8 avec un intervalle de confiance de 95 % entre 1,2 et 2,3. Nous avons appliqué cette valeur aux alcidés en général.

(ii) Implications des facteurs de conversion

Il est possible de vérifier les valeurs absolues et relatives de C en se référant à la distance du navire à laquelle chaque espèce devrait être visible. Étant donné que les dénombrements du PIROP sont exprimés en oiseaux par kilomètre linéaire, un facteur de conversion (en oiseau/km^2) de 1,0 impliquerait que les oiseaux étaient détectables jusqu'à 500 m de part et d'autre du navire. Les fous et les mouettes (ainsi que les fulmars après correction de l'effet côtier) présentent tous un C d'environ 1; bien que les fous soient de plus grande taille, nombre d'entre eux sont des jeunes en plumage juvénile, avec une quantité variable de brun, qui les rend moins visibles, tandis que même les mouettes de première année apparaissent avant tout blanches, de sorte qu'il se peut que les deux espèces aient une valeur de C semblable. Il est également raisonnable de s'attendre à les détecter jusqu'à 500 m du navire, étant donné que Dixon (1977) a trouvé qu'on repérait les fous, les mouettes et les fulmars posés sur l'eau d'une distance minimale moyenne de 363, 216 et 352 m (respectivement) à partir d'un navire, et qu'ils seraient visibles en vol pas mal plus loin. Le facteur de conversion de 1,8 pour les alcidés laisse croire qu'ils étaient visibles jusqu'à 277 m; Dixon a vu les Marmettes communes et des Macareux moines à des distances moyennes de 217 et 218 m respectivement.

Les valeurs de C sont donc raisonnables par rapport au peu que l'on sait au sujet de la visibilité des espèces en mer.

Les facteurs de conversion ont été calculés à trois décimales pour minimiser les erreurs d'arrondissement, mais on donnerait une fausse impression de précision si on les exprimait avec plus qu'une décimale; on a donc fait l'arrondissement en conséquence.

(iii) Autres espèces

Il faut des facteurs de conversion pour d'autres espèces, mais on ne peut les calculer directement soit parce qu'elles ne nichent pas dans la région [Grand Puffin (*Puffinus gravis*), Puffin fuligineux (*P. griseus*), phalaropes (*Phalaropus* spp.), Grand Labbe (*Catharacta skua*)], soit parce qu'elles se nourrissent si près des côtes durant la période de nidification que très peu de reproducteurs pourraient être observés lors des dénombrements du PIROP [goélands et mouettes (*Larus* spp.), labbes (*Stercoraria* spp.)] ou encore parce que les populations nicheuses restent encore à évaluer [Pétrel culblanc (*Oceanodroma leucorhoa*) qui est par ailleurs difficile à distinguer en mer du Pétrel océanite migrateur et non nicheur (*Oceanites oceanicus*) et du Mergule nain (*Alle alle*) dont la première population nicheuse au Canada a fait l'objet d'une description en 1984 (Finley et Evans, 1984)]. Les facteurs de conversion de ces espèces doivent être estimés à partir de ceux des espèces auxquelles elles ressemblent le plus :

Le Mergule nain (1,8) : il présente des difficultés parce que même s'il a la même couleur que les autres alcidés, il est beaucoup plus petit, son aile égalant 69 % de celle du Macareux moine et de 56 % de celle de la Marmette commune (en utilisant la mensuration de Norderhaug, 1970). Les mergules se déplacent souvent en bandes, ce qui facilite leur repérage mais entraîne automatiquement la sous-estimation de leur nombre, de sorte que les biais introduits par ce comportement s'opposent mais ne s'annulent pas nécessairement. On n'a pas d'autres choix que d'utiliser le même facteur de conversion pour le mergule que pour les autres alcidés.

Le Puffin fuligineux et le Grand Puffin (1,4) : on considère que les puffins sont intermédiaires entre le fulmar et les alcidés pour la facilité qu'on a à les détecter, car même s'ils adoptent le même comportement que le fulmar, ils sont de couleur plus foncée. On établit donc la valeur de C à mi-chemin entre le 1,0 du fulmar et le 1,8 des alcidés.

Les pétrels et les phalaropes (2,0) : c'est la valeur la plus élevée, étant donné qu'il s'agit des plus petites espèces et nous pensons donc qu'ils sont deux fois plus difficiles à voir que le fulmar.

Le Grand Labbe (1,8) : même taille que le Goéland à manteau noir, mais foncé à tous les âges.

Les autres labbes (1,6) : intermédiaires entre le Goéland à manteau noir et le Grand Labbe.

Les laridés autre que le Goéland à manteau noir (1,2) : un peu plus que pour la Mouette tridactyle à cause des jeunes moins visibles.

Le goéland à manteau noir (1,4) : un peu plus que pour le Fou de Bassan, à cause de sa plus petite taille, et un peu plus que pour les autres laridés à cause du dos foncé de l'adulte.

Conclusions

(i) On propose les facteurs de conversion suivants, pour traduire les nombres moyens d'oiseaux vus par kilomètre linéaire de quart de 10 min du PIROP en moyennes d'oiseaux/km^2 pour une vitesse du navire de cinq nœuds et plus, et pour des observations faites à au moins 4,6 m au-dessus du niveau de la mer : Fulmar boréal, 1,0; Fou de Bassan, 1,3; Mouette tridactyle, 1,1; Marmette commune, Marmette de Brünnich, Gode et Macareux moine, 1,8. Ces espèces nichent dans la région d'étude et les facteurs de conversion sont donc basés sur des données acceptables à partir des effectifs dénombrables.

(ii) À partir des facteurs de conversion en (i), on propose les facteurs suivants pour des espèces qui ne nichent pas dans la région d'étude et pour les espèces qui nichent en nombre trop petit ou trop mal connu pour permettre le calcul des facteurs de conversion : Puffin fuligineux et Grand Puffin, 1,4; pétrels et phalaropes, 2,0; Goéland à manteau noir, 1,4; autres laridés, 1,2; Grand Labbe, 1,8; autres labbes, 1,6; Mergule nain, 1,8.

Remerciements

Nous voulons remercier D.N. Nettleship qui nous a fourni des renseignements inédits, B. Collins qui a aidé à la programmation et à la statistique, ainsi que H. Boyd, G. Finney, K. Powers, D. Schneider et S. Wendt qui ont fait des observations utiles sur les divers brouillons du présent rapport.

Bibliographie

Ashcroft, R.E. 1979. Survival and breeding biology of Puffins on Skomer Island, Wales. Orn. Scand. 10:100–110.

Barrett, R.T. 1984. Comparative notes on eggs, chick growth and fledging of the Razorbill *Alca torda* in North Norway. Seabird 7:55–61.

Bédard, J. 1969. Histoire naturelle du Gode, *Alca torda* L., dans le golfe Saint-Laurent, province de Québec, Canada. Étude du Service canadien de la faune n° 7, Ottawa.

Birkhead, T.R. 1978. Attendance patterns of Guillemots *Uria aalge* at breeding colonies on Skomer Island. Ibis 120:219–229.

Birkhead, T.R.; Hudson P. 1977. Population parameters for the Common Guillemot *Uria aalge*. Orn. Scand. 8:145–154.

Birkhead, T.R.; Nettleship, D.N. 1982. Studies of alcids breeding at the Gannet Clusters, Labrador. Serv. can. de la faune. Rapp. inédit, Dartmouth (N.-É.). 144 pp.

Briggs, K.T.; Hunt, G.L., Jr. 1981. Seabirds: details of strip censusing techniques. Pages 257 à 266 *dans* Summary Report, 1975–1978. Marine mammal and seabird survey of the Southern California Bight area. Springfield, Virginia, US Dep. Commerce, Natl. Tech. Inf. Serv. Rep. PB 81-248-197.

Brown, R.G.B. 1986. Atlas révisé des oiseaux de mer de l'est du Canada. Serv. can. de la faune, Ottawa. 115 pp.

Brown, R.G.B.; Nettleship, D.N.; Germain, P.; Tull, C.E.; Davis, T. 1975. Atlas des oiseaux de mer de l'est du Canada. Serv. can. de la faune. Ottawa. 220 pp.

Burnham, K.P.; Anderson, D.R.; Laake, J.L. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. Wildl. Monogr. No. 72.

Chapdelaine, G.; Laporte, P. 1982. Population, succès de la reproduction et analyse des contaminants chez le Gode (*Alca Torda*) dans l'estuaire et le golfe Saint-Laurent (Québec). Serv. can. de la faune. Cah. de biologie n° 129. 10 pp.

Coulson, J.C.; White, E. 1959. The post-fledging mortality of the kittiwake. Bird Study 6:97–102.

Dixon, T.J. 1977. The distance at which sitting birds can be seen at sea. Ibis 119:372–375.

Dunnet, G.M.; Ollason, J.C. 1982. The feeding dispersal of Fulmars *Fulmarus glacialis* in the breeding season. Ibis 124:359–361.

Dunnet, G.M.; Ollason, J.C.; Anderson, A. 1979. A 28-year study of breeding Fulmars *Fulmarus glacialis* in Orkney. Ibis 121:293–300.

Finley, K.J.; Evans, C.R. 1984. First Canadian breeding record of the Dovekie (*Alle alle*). Arctic 37:288–289.

Furness, R.W. 1983. The birds of Foula. Ambleside: Brathay Hall Trust. 147 pp.

Furness, R.W.; Todd, C.M. 1984. Diets and feeding of Fulmars *Fulmarus glacialis* during the breeding season: a comparison between St. Kilda and Shetland colonies. Ibis 126:377–387.

Gaston, A.J. 1985. Energy invested in reproduction by Thick-billed Murres *Uria lomvia*. Auk 102:447–458.

Gaston, A.J.; Nettleship, D.N. 1983. La Marmette de Brünnich de l'île Prince-Léopold. Serv. can. de la faune. Monogr. n° 6. 361 pp.

Gaston, A.J.; Collins, B.; Diamond, A.W. 1985. An improved index of density and estimate of proportions of birds in flight for use with counts of birds at sea on transects of indefinite width. Serv. can. de la faune. Rapp. inédit, Ottawa. 27 pp.

Harris, M.P. 1980. Breeding performance of Puffins *Fratercula arctica* in relation to nest density, laying date and year. Ibis 122:193–209.

Harris, M.P. 1981. Age determination and first breeding of British Puffins. Brit. Birds 74:246–256.

Harris, M.P. 1983. Biology and survival of the immature Puffin *Fratercula arctica*. Ibis 125:56–73.

Harris, M.P. 1984. The puffin. Poyser, Calton, R.-U.

Hodges, A.F. 1974. A study of the biology of the kittiwake *Rissa tridactyla*. Thèse de Ph.D., University of Durham.

Hunt, G.E.; Eppley, Z.; Burgeson, B.; Squibb, R. 1982. Reproductive ecology, food and foraging areas of seabirds nesting on the Pribilof Islands, 1975–79. *Dans* NOAA, Environmental Research Lab., Boulder, Colo. Biological Studies 12:1–258. Environmental Assessment of the Alaskan continental shelf. Final rep.

Kampp, K. 1982. Den Kortnaebbede lomvie *Uria lomvia* in Greenland. Kandidat thesis, Univ. Copenhagen. 148 pp. (Traduit par R.G.B. Brown, 1983).

Lakhani, K.H.; Newton, I. 1983. Estimating age-specific bird survival rates from ring recoveries—can it be done? J. Anim. Ecol. 52:83–92.

Linton, A.; Nettleship, D.N. 1977. Biological investigations of Northern Fulmars (*Fulmarus glacialis*) at Prince Leopold Island, N.W.T., Serv. can. de la faune, Dartmouth (N.-É.). 152 pp.

Lloyd, C.S. 1974. Movement and survival of British Razorbills. Bird Study 21:102–116.

Lloyd, C.S. 1977. The ability of the Razorbill *Alca torda* to raise an additional chick to fledging. Orn. Scand. 8:155–159.

Lloyd, C.S. 1982. The seabirds of Great Saltee. Irish Birds 2:1–37.

Lloyd, C.S.; Perrins, C.M. 1977. Survival and age of first breeding in the Razorbill (*Alca torda*). Bird-banding 48:239–252.

Macdonald, M.A. 1977. An analysis of the recoveries of British-ringed Fulmars. Bird Study 24:208–214.

Maunder, J.E.; Threlfall, W. 1972. The breeding biology of the Black-legged Kittiwake in Newfoundland. Auk 89:789–816.

McLagan, R.; Piatt, J. 1982. Aspects of the population biology of the Common Murre (*Uria aalge*) at Cape St. Mary's, Newfoundland. Dep. Biol., Memorial University. 29 pp.

Mead, C.J. 1974. The results of ringing auks in Britain and Ireland. Bird Study 21:45–86.

Moisan, G.; Scherrer, B. 1973. Déplacements saisonniers des Fous de bassan de l'île Bonaventure (Canada). Terre et Vie 27:414–434.

Montevecchi, W.A.; Tuck, L.M. Sous presse. Newfoundland birds: exploitation, status and conservation. Publ. Nuttall Ornithol. Club.

Montevecchi, W.A.; Porter, J.M. 1980. Parental investments by seabirds at the breeding area with emphasis on Northern Gannets, *Morus bassanus*. Pages 323 à 365 *dans* Behaviour of marine animals. Vol. 4, Burger, J.; Olla, B.L.; Winn, H.E. (réd.). Plenum Press, New York.

Montevecchi, W.A.; Ricklefs, R.E.; Kirkham, I.R.; Gabaldon, D. 1984. Growth energetics of nestling Northern Gannets (*Sula bassanus*). Auk 101:334–341.

Nelson, J.B. 1978. The Gannet. Vermilion, Dakota du Sud, É.-U. : Buteo Books.

Nettleship, D.N. 1972*a*. Breeding success of the Common Puffin (*Fratercula arctica*) on different habitats at Great Island, Newfoundland. Ecol. Monogr. 42:239–268.

Nettleship, D.N. 1972*b*. Census techniques for seabirds of arctic and eastern Canada. Serv. can. de la faune. Publ. hors série n° 25. 31 pp.

Nettleship, D.N. 1977. Étude sur les oiseaux de mer de l'île du Prince-Léopold et de ses parages, aux Territoire du Nord-Ouest. Serv. can. de la faune. Cah. de biologie n° 73. 12 pp.

Nettleship, D.N. 1980. A guide to the major seabird colonies of eastern Canada. Serv. can. de la faune, Darmouth (N-É.). 132 pp.

Nettleship, D.N. 1985. Distribution and status of the Atlantic Alcidae. *Dans* Birkhead, T.R.; Nettleship, D.N. (réd.) The Atlantic Alcidae. Academic Press.

Nettleship, D.N.; Birkhead, T.R. 1981. Alcid studies in Labrador: Gannet Clusters, June–September 1981, progress note. Serv. can. de la faune. Rapp. inédit, Darmouth (N.-É.). 9 pp.

Nettleship, D.N.; Birkhead, T.R. ND. Reproductive biology of Black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla* at three high arctic breeding colonies. Serv. can. de la faune. Rapp. inédit, Darmouth (N.-É.). 35 pp.

Nettleship, D.N.; Gaston, A.J. 1978. Patterns of pelagic distribution of seabirds in western Lancaster Sound and Barrow Strait, N.W.T. Serv. can. de la faune. Publ. hors série n° 39. 40 pp.

Nettleship, D.N.; Montgomerie, R.D. 1974. The Northern Fulmar, *Fulmarus glacialis*, breeding in Newfoundland. Am. Birds 28:16.

Nettleship, D.N.; Birkhead, T.R.; McLagan, R. 1982. Status and breeding of Black-legged Kittiwakes on the Gannet Clusters, Labrador, 1981. Serv. can. de la faune. Rapp. inédit, Darmouth (N.-É.). 7 pp.

Norderhaug, M. 1970. The role of the Little Auk, *Plautus alle* (L.), in arctic ecosystems. Pages 558 à 560 *dans* Holdgate, M.W. (réd.) Antarctic Ecology, Vol. 1.

Pierotti, R. 1983. Gull–Puffin interactions on Great Island, Newfoundland. Biol. Cons. 26:1–14.

Poulin, J.M. 1969. Reproduction du Fou de Bassan (*Sula bassana*), île Bonaventure (Québec) (Perspective écologique). Thèse de M.Sc. inédite, Univ. Laval (Québec). 110 pp.

Powers, K.D. 1982. A comparison of two methods of counting birds at sea. J. Field. Orn. 53:209–222.

Salomonsen, F. 1967. The seabirds of Greenland. (Traduit par R.G.B. Brown, 1981). 133 pp. *De* : "Fuglene på Grønland". Rhodos, Copenhagen.

Tasker, M.L.; Hope-Jones, P.; Dixon, T.; Blake, B.F. 1984. Counting seabirds at sea from ships: a review of methods employed and a suggestion for a standardized approach. Auk 101:567–577.

Wiens, J.A.; Heinemann, D.; Hoffmann, W. 1978. Community structure, distribution and interrelationships of marine birds in the Gulf of Alaska. Final reports of Principal Investigations, Vol. 3. Boulder, Col., NOAA.

Wooller, R.D.; Coulson, J.C. 1977. Factors affecting the age of first breeding of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. Ibis 119:339–349.